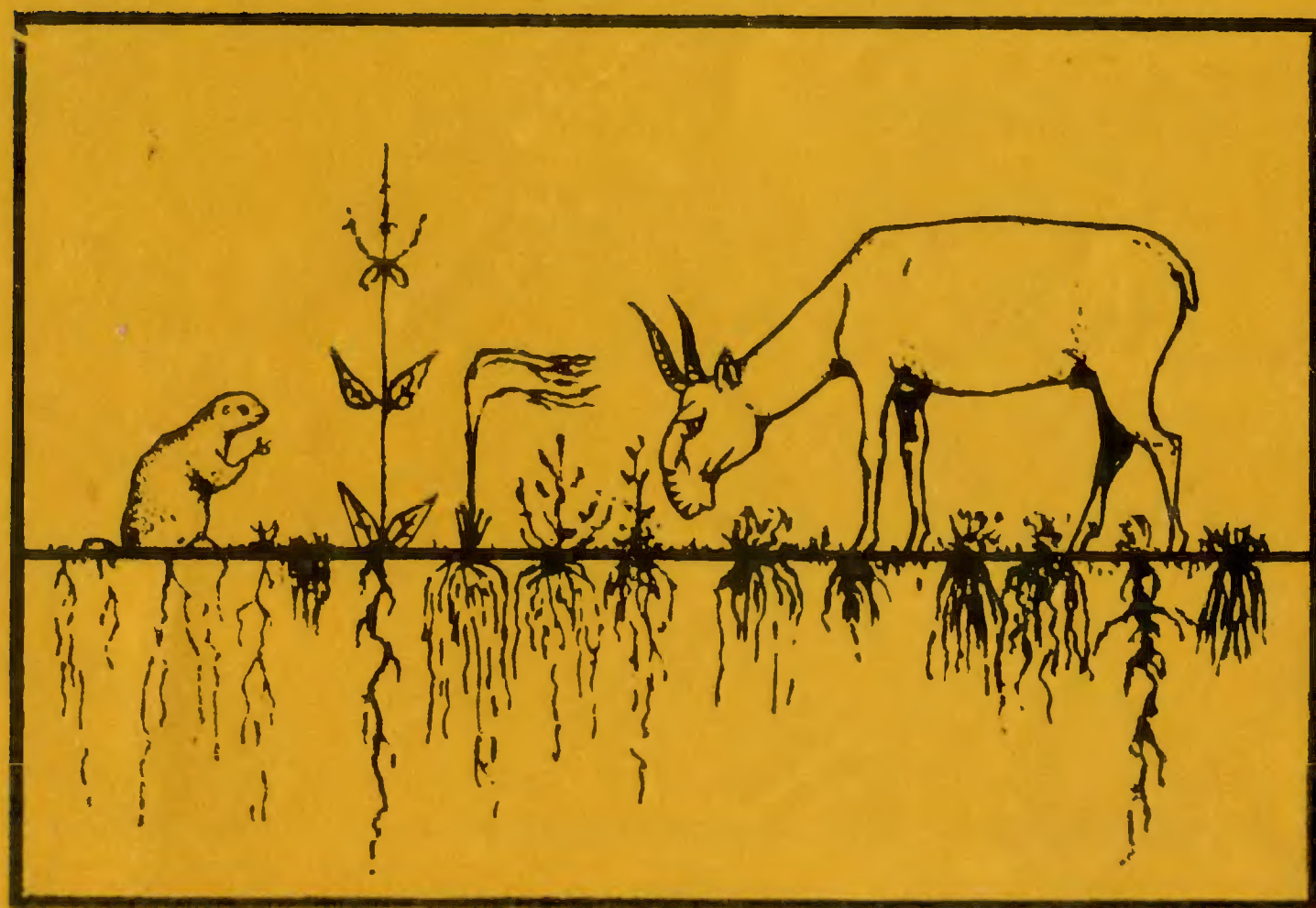


VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

Б. Д. АБАТУРОВ

БИОПРОДУКЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС В НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ
И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ ИМ. А. Н. СЕВЕРЦОВА
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМАМ БИОСФЕРЫ

Б. Д. АБАТУРОВ

ЗИОПРОДУКЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС В НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

(НА ПРИМЕРЕ ЭКОСИСТЕМ ПАСТБИЩНЫХ ТИПОВ)



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1979

УДК 634.015

Абагуров Б. Д. Биопродукционный процесс в наземных экосистемах (на примере экосистем пастбищных типов).— М.: Наука, 1979, 130 с.

Формирование биологической продукции трактуется как единый природный процесс, началом которого служит использование неорганической материи для синтеза первичной продукции, а завершающим этапом — образование вторичной (животной) продукции. В книге намечен круг вопросов, которые необходимо решать при комплексном изучении этого процесса, сделана попытка осветить их на основе имеющегося в литературе фактического материала и собственных данных автора.

Книга рассчитана на ботаников, зоологов, экологов и специалистов пастбищного хозяйства.

Табл. 46, ил. 12, библи. 266 назв.

Ответственные редакторы
академик В. Е. СОКОЛОВ,
академик АН ТССР Н. Т. НЕЧАЕВА

Борис Данилович Абатуров
БИОПРОДУКЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС В НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ
(на примере экосистем пастбищных типов)

Утверждено к печати
Институтом эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова
Академии наук СССР

Редактор издательства Р. Л. Цыбульская. Художник Л. Г. Прохоров
Художественный редактор И. Ю. Нестерова. Технический редактор Т. Н. Хилькевич
Корректор Л. В. Письман

ИБ № 16178

Сдано в набор 3.08.79. Подписано к печати 25.10.79. Т-18929.
Формат 60×90^{1/16}. Бумага типографская № 1. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая.
Усл. печ. л. 8. Уч.-изд. л. 9,1. Тираж 1350 экз. Тип. зак. 4676. Цена 1 р. 40 к.

Издательство «Наука», 117864 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., д. 90
2-я типография издательства «Наука», 121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

А 21008—486 534—79, кн. 2. 2005000000 © Издательство «Наука», 1979 г.
055(02)—79

ВВЕДЕНИЕ

Согласно современным представлениям, экосистемы по характеру трофических взаимосвязей подразделяются на два различающихся между собой типа: экосистемы с преобладанием пастбищных пищевых цепей, для которых свойственно прямое потребление гетеротрофами живых частей растений (фитофагия), и экосистемы с детритным типом трофических связей, в которых господствует использование гетеротрофами мертвой растительной органики (сапрофагия). Совершенно очевидно, что как взаимосвязи организмов в таких экосистемах, так и особенности функционирования самих экосистем принципиально различаются. Прежде всего в экосистемах пастбищных типов важнейшее экологическое значение приобретает прямое (трофическое) воздействие гетеротрофов (фитофагов) на рост, развитие и продуктивность растительности, которое в экосистемах с детритным типом взаимосвязей может отсутствовать. По-видимому, и изучение таких экосистем в каждом случае отличается своеобразием и требует специфических подходов. В экосистемах пастбищных типов это связано с необходимостью выявления приспособлений и механизмов, поддерживающих сбалансированность трофических взаимосвязей животных и растений и обеспечивающих устойчивость таких экосистем.

Наиболее показательны в этом отношении экосистемы, формируемые травяно-кустарниковыми растительными сообществами, которые используются чаще всего как пастбища диких и домашних млекопитающих. Именно в таких экосистемах значительная часть растительной органики потребляется фитофагами в виде живых тканей растений, что придает своеобразие функционированию данных экосистем. Такие экосистемы послужили основным объектом предлагаемого исследования. Гетеротрофный компонент рассматривается здесь преимущественно на примере млекопитающих, которые выступают главными представителями животного населения этих экосистем.

Формирование биологической продукции — важнейший процесс, который ответствен как за создание живого вещества в экосистемах, так и за его устойчивое существование. Многие современные исследования биопродукционного процесса ограничиваются изучением первичной продуктивности. Между тем образо-

вание вторичной продукции и в целом утилизация биологической продукции на различных трофических уровнях в неменьшей мере относятся к биопродукционному процессу как его важнейшая составная часть. Более того, в тех пастбищных экосистемах, которые эксплуатируются человеком, образование вторичной продукции выступает в качестве их основной хозяйственной функции, первичная же служит лишь промежуточным звеном, необходимым для образования вторичной.

Таким образом, биопродукционный процесс в экосистемах пастбищного типа мы рассматриваем как комплексный природный процесс, включающий как образование первичной и вторичной продукции, так и ее утилизацию на различных трофических уровнях.

В настоящее время исследования биопродукционного процесса выполняются, как правило, отдельно для каждого из его составляющих (первичная и вторичная продуктивность, образование продукции дикими и сельскохозяйственными млекопитающими и т. д.). Более того, изученность процесса на каждом из его этапов далеко не равноценна. Если изучение закономерностей первичной продуктивности достигло значительных успехов, то изучение вторичной заметно отстает. В еще большей степени сказанное относится к продукционному процессу как целому, общие закономерности которого до сих пор почти не затрагивались изучением. Достаточно сказать, что в настоящее время имеется значительное количество обобщающих публикаций, касающихся закономерностей первичной продуктивности (Базилевич, Родин, 1971; Ничипорович, 1973; Уткин А. И., 1975; Титлянова, 1977; Утехин, 1977, и др.). В то же время в отношении вторичной продуктивности пока только разрабатываются общие теоретические подходы и в отдельных случаях дается сравнительная оценка продуктивности отдельных систематических групп животных (Петрусевич, 1967; Абатуров, Кузнецов, 1976б; Wiegert, Evans, 1967; Petruszewicz, MacFadyen, 1970; Grodzinski, 1971, и др.). Что касается комплексного изучения всего продукционного процесса в целом, то до настоящего времени такие работы, по-видимому, практически отсутствуют.

При оценке продуктивности экосистем обычно используются показатели обеспеченности среды материальными и энергетическими ресурсами (тепло, свет, водообеспеченность, минеральное питание), которые характеризуют возможности среды производить первичную продукцию. Возникает вопрос: можно ли, исходя из этих показателей, определить вторичную продуктивность? Это одна из насущных задач экологии, решение которой открывает возможности управления биопродукционным процессом и экосистемами в целом. Очевидно, ответить на поставленный вопрос можно, лишь познав закономерности всего продукционного процесса как целого. Именно эти закономерности составляют теоретическую сущность данного исследования.

Не менее важна и практическая сторона обсуждаемых вопросов, которая связана прежде всего с разработкой системы рационального (высокопродуктивного) ведения пастбищного хозяйства. Не останавливаясь на тех аспектах данной проблемы, которые касаются системы пастбы сельскохозяйственных животных, отметим, например, такой мало разработанный вопрос, как разведение диких пастбищных животных и использование их продукции. До сих пор остается неизвестной доля продукции диких животных в общей вторичной продуктивности пастбищных угодий, хотя в целом продукция диких животных издавна используется человеком. Известно, например, что на пастбищных угодьях лишь в одной Казахской ССР ежегодно заготавливается до 0,5 млн. голов сайгаков, около 100 тыс. шкур сурка, до 4 млн. шкур суслика (Кыдырбаев, 1971, Слудский, Фадеев, 1975; Елкин и др., 1975). В Калмыцкой АССР в некоторые годы заготавливают до 53 кг/км² мяса сайгаков (Банников, Жирнов, 1970). Установлено, что лишь население сурков в степях и сусликов в полупустынях создает по 4—8 кг/га вторичной продукции ежегодно (Абатуров, Кузнецов, 1976б; Середнева, Незговоров, 1977а). Эти величины лишь немного меньше той продукции, которую на подобных же пастбищах создают сельскохозяйственные животные. По данным А. Г. Банникова и Л. В. Жирнова (1970), биомасса диких млекопитающих (суслики и сайгаки) в полупустыне Северо-Западного Прикаспия может достигать 25% от общей биомассы диких и сельскохозяйственных животных. Имеются и другие данные, которые показывают, что даже в условиях тех пастбищных экосистем, которые специализированы на разведении сельскохозяйственных животных, продукция диких вполне сопоставима и иногда не уступает продукции сельскохозяйственных. В целом решение этой проблемы необходимо для упорядочения традиционных форм ведения пастбищного хозяйства с целью увеличения выхода хозяйственно важной продукции и повышения продуктивности пастбищ. Такие исследования позволят понять теоретические закономерности биопродукционного процесса в условиях наземных экосистем, оценить их современное состояние и возможности увеличения хозяйственной продуктивности.

Безусловно, предлагаемая работа не решает всех поставленных задач, в ней лишь намечается круг вопросов, необходимых для этого. Многие из обсуждаемых проблем дискуссионны, некоторые уже устоявшиеся истины в трактовке автора оказываются спорными. Тем не менее их дальнейшая разработка и получение новых фактов с учетом поставленных вопросов позволят ближе подойти к решению этих проблем.

Несколько слов о терминологии и некоторых понятиях биологической продуктивности, применяемых в научных исследованиях. Под биологической продукцией принято понимать ту органическую материю, которая выработана теми или иными живыми организмами за единицу времени на единицу пространства. Осо-

бенность данного понятия в том, что оно включает в себя пространственно-временные параметры, придающие термину специфический смысл: продукция — это не просто органическая материя (биомасса), создаваемая организмами, как иногда считают, а лишь та ее часть, которая образована за определенный промежуток времени и в определенном пространстве. Такое понимание термина применимо для отдельных видов организмов и их популяций, для видовых сообществ организмов одного трофического уровня и, очевидно, для экосистем в целом.

В понятии «продукция» выделяется несколько категорий, среди которых наиболее важны «первичная» и «вторичная», «валовая» и «чистая» продукция. Деление на «валовую» и «чистую» касается прежде всего первичной продукции. Здесь под валовой продукцией объединяется вся продукция фотосинтеза, включая и ту ее часть, которая затем расходуется растениями на дыхание. Чистая продукция соответствует величине отложенной (накопленной) фитомассы и представляет собой разность между валовой продукцией и расходом на дыхание. В исследованиях вторичной продуктивности такое деление не принято. Валовая продукция количественно соответствует здесь величине ассимилированной (усвоенной) пищи, и поэтому ее выделение оказывается излишним. Достаточно употреблять термин «продукция», который здесь соответствует пониманию «чистая продукция» (Петрусевич, 1967; Винберг, 1968; Одум, 1975).

В научной литературе часто применяются и другие термины, имеющие то или иное отношение к биологической продукции, например «урожай», «выход продукции» и др. Эти термины обычно используются для характеристики хозяйственно ценной части продукции, изымаемой из популяций человеком (Дежкин, 1975).

Термин «биологическая продуктивность» до сих пор не имеет единого толкования. Ю. Одум (1975) под этим термином понимает скорость продуцирования органического вещества. Он считает, что термины «продуктивность» и «скорость продуцирования» вполне взаимозаменяемы. Нужно заметить, однако, что очень часто организмы с разной скоростью продуцирования в конечном итоге за год (временной промежуток, который наиболее применим в биологии) создают такое количество продукции, которое не соответствует скорости. Известно, например, что в пустыне растения с коротким циклом вегетации, но с интенсивным фотосинтезом усваивают за год столько же CO_2 , сколько растения с низкой интенсивностью фотосинтеза, но длительно вегетирующие (Родин, 1976; Вознесенский, 1977). Так, дневная ассимиляция у первых составляет 260 мг $\text{CO}_2/\text{г} \cdot \text{день}$, тогда как у вторых всего 60; в то же время годовая продукция этих растений составляет соответственно 12—16 и 12—14 г $\text{CO}_2/\text{г} \cdot \text{год}$ (Вознесенский, 1977). В итоге такие растения, несмотря на разную скорость продуцирования, оказываются одинаково продуктивными в расчете на

один год. По-видимому, толкование термина, предлагаемое Ю. Одумом (1975), может приводить к ненужной путанице.

Обычно продуктивность количественно выражают в величинах продукции, за счет чего эти два термина (продукция и продуктивность) практически лишаются различий. По этой причине предлагалось «употреблять термин продуктивность в самом общем смысле для обозначения свойства растительного сообщества продуцировать органическое вещество и отказаться от использования этого термина для обозначения систем величин, характеризующих продукцию сообществ» («Программа минимум...», 1967, с. 613). Вместе с тем термин «продуктивность» применяют для обозначения «характерной особенности данной популяции, сообщества или водоема, выражающейся в определенной — малой или большой — величине продукции» (Винберг, 1968, с. 16), что, по-видимому, более соответствует истине. Таким образом, правильнее считать, что биологическая продуктивность — это определенная (большая или малая) способность организмов, их сообществ или экосистем создавать биологическую продукцию. В этом случае термин «продуктивность» получает не только смысловое, но и количественное отличие от термина «продукция».

Термин «продуктивность» применяется, как правило, для сопоставления различных организмов по их способности производить продукцию, поэтому для его количественной характеристики используются относительные величины (высокая, низкая, больше или меньше во столько-то раз и т. д.). Весьма важно, что для оценки продуктивности можно использовать не только показатели продукции, но и другие величины, в той или иной мере отражающие количество создаваемой продукции. Например, о первичной продуктивности можно судить по урожаю надземной массы растений, о вторичной продуктивности каких-либо животных — по показателям их численности и т. д.

Как видно из сказанного, понятие «продуктивность» всегда несет в себе элемент соотносительности. Сопоставление продуктивности разных организмов (видов, популяций, пород и сортов, сообществ этих организмов) требует соблюдения определенных правил. Это касается прежде всего требования тождественности условий среды, в которых находятся сравниваемые объекты, особенно по показателям материально-энергетических ресурсов (для растений — вода, свет, тепло, минеральное питание, для животных — пища). При обычном понимании продуктивности, применяемом, например, в сельском хозяйстве, всегда подразумевается максимальная (потенциальная) продуктивность (пород или сортов животных и растений). Такая продуктивность достигается обычно при избытке ресурсов питания, что и обеспечивает равенство сравниваемых объектов по этим условиям. Совсем иначе это выглядит, когда дело касается фактической продуктивности в реальных природных условиях, которая может изменяться в зависимости от условий среды в очень больших пределах (от нуля

до потенциальной продуктивности). Например, растительность в естественных природных условиях почти никогда не достигает свойственной ей потенциальной продуктивности, что связано с ограничивающим влиянием недостатка каких-либо ресурсов. В этом случае, если пренебречь указанным выше требованием равенства условий, показатели продуктивности будут отражать скорее производительные особенности среды, а не продуктивность сравниваемых организмов.

Наиболее точное представление о продуктивности дают показатели эффективности процессов формирования продукции («экологическая эффективность», по Одуму, 1975). Эти показатели, представляющие собой выраженные в процентах отношения величин различных составляющих продукционного процесса, позволяют наиболее объективно сравнивать между собой различные организмы и оценивать их продуктивность. С точки зрения изучения биологической продуктивности более важны следующие из таких показателей: эффективность использования на создание продукции потребленной и ассимилированной пищи (отношение величин продукции к потребленной и ассимилированной пище); эффективность освоения запасов доступной пищи (отношение потребленной или ассимилированной пищи к ее запасам); эффективность создания продукции (отношение продукции к запасам пищи) (Винберг, 1968; Одум, 1975).

Более подробно терминология и понятия биологической продуктивности освещены в специальных работах (Петрусевич, 1967; «Программа минимум...», 1967; Винберг, 1968; Гортинский и др., 1971, 1973).

Характеристику биопродукционного процесса мы начинаем с анализа первичной продуктивности как исходного этапа данного процесса. Первичная продуктивность в настоящее время привлекает к себе наибольшее внимание, лучше других изучена и охарактеризована в большом ряде специальных исследований (Базилевич, Родин, 1971; Ничипорович, 1973; Уткин А. И., 1975; Титлянова, 1977; Утехин, 1977, и др.). В предлагаемой вниманию читателя работе автор, не являясь специалистом в области первичной продуктивности, не считает себя в праве включаться в обсуждение проблем первичной продуктивности, поэтому рассматривает их здесь по возможности кратко на уровне уже установленных истин и лишь в том необходимом объеме, который требуется для анализа последующих этапов продукционного процесса.

Автор глубоко признателен В. Д. Утехину, Г. В. Линдемону, Ю. И. Чернову и Г. В. Кузнецову за ценные советы и принципиальные замечания, высказанные при обсуждении излагаемых материалов.

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ В ПРИРОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Формирование первичной продукции — первый и наиболее ответственный этап биопродукционного процесса, с которым связано образование всего объема биологической продукции в экосистемах. На всех дальнейших этапах происходит лишь трансформация образованного здесь органического вещества, сопровождающаяся постепенным уменьшением его исходного объема. Создание первичной продукции — результат деятельности автотрофных организмов, главным образом зеленых растений, которые строят органическое вещество из углекислого газа, воды и минеральных веществ с использованием для этого солнечной радиации как источника энергии. Другие автотрофные организмы, использующие иные виды энергии (химическую), играют в биологической продуктивности экосистем незначительную роль.

ПРЕДЕЛЫ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ

Формирование первичной продукции и ее величина определяется двумя основными процессами: фотосинтезом и автотрофным дыханием. От интенсивности этих двух противоположных процессов зависит та величина первичной продукции (чистая продукция), которая характеризует накопление биомассы растениями или их сообществами.

Эффективность накопления первичной продукции обычно выражается в величинах утилизации растительностью лучистой энергии Солнца. Известно, что возможная способность растительности утилизировать энергию Солнца может быть доведена до 10% приходящей фотосинтетически активной части солнечной радиации (ФАР) (Ничипорович, 1973). Однако эта способность в природной обстановке никогда не реализуется и в оптимальных условиях максимально достигает лишь 4—5% от приходящей энергии ФАР за деятельный период фотосинтеза. Обычно же она гораздо ниже и в естественных условиях редко превышает 1—2%, в среднем же для земного шара эта величина составляет всего 0,2% (Ничипорович, 1973). На территории Советского Союза эта величина колеблется в разных природных условиях от 0,1 до 2,0% и в среднем составляет 0,8% (Будыко, 1977).

О соотношении реальной и потенциальной величин утилизации солнечной энергии можно судить по следующим примерам.

В засушливых областях Поволжья КПД использования ФАР кукурузой составляет 0,2—0,3%, тогда как там же при условии оптимального обеспечения влагой и минеральным питанием достигает 4—5% (Чирков, 1970; Ничипорович, Шульгин, 1976). На территории Гиссарской долины (Таджикистан), где условия среды ближе к оптимальным, КПД ФАР посевов сорго менялось от 2,7% при отсутствии орошения до 5,3% в условиях оптимального увлажнения (Шамсиев, Шапцев, 1971). В указанных случаях реальные величины продуктивности (в естественных условиях) оказались ниже потенциальных в 2—20 раз. В целом же в природной обстановке реальные величины продуктивности изменяются в зависимости от условий среды в очень больших пределах: от нуля до потенциальных величин.

Потенциальные величины утилизации солнечной энергии могут достигаться лишь при оптимальной обеспеченности растений доступными ресурсами среды (вода, минеральное питание, углекислый газ, тепло). В естественных природных условиях такая обеспеченность наблюдается крайне редко, поэтому потенциальные возможности растений утилизировать поступающую солнечную радиацию в большинстве случаев не реализуются полностью. Ограничение обычно вызывается недостатком тех или иных ресурсов. В условиях умеренных и засушливых зон таким ограничителем выступает чаще всего недостаток влаги, в районах, расположенных севернее, — недостаток тепла.

Интересно отметить, что потенциальная способность поглощать и утилизировать солнечную радиацию у разных растительных сообществ в общем одинакова. По этой причине различные фитоценозы при условии оптимального снабжения ресурсами среды и одинаковой освещенности создают обычно и одинаковое количество продукции (Ничипорович, 1973).

Говоря о потенциальной способности растительности поглощать и утилизировать энергию Солнца, нужно учитывать также, что возможности фотосинтеза растений в этом случае еще далеко не исчерпываются. В настоящее время известно, что в условиях светокультуры при максимальном снабжении растений энергией света, когда их возможности использовать эту энергию достигают предела, потенциальная продуктивность растений оказывается во много раз выше, чем самая высокая продуктивность в естественных условиях освещения (Мошков, 1976).

Все сказанное позволяет заключить, что реальные величины утилизации солнечной энергии естественным растительным покровом определяются не биологическими особенностями растительности, в частности не ее способностью к фотосинтезу, а обеспеченностью растений материально-энергетическими ресурсами среды, прежде всего ресурсами влаги, минерального питания, CO_2 , тепла. Их недостаток замедляет или даже полностью останавливает процесс фотосинтеза, ограничивая тем самым величину

ну утилизации солнечной энергии и накопление биологической продукции.

Известно, что растительность в естественных природных условиях почти всегда максимально использует доступные ей ресурсы питания и влаги. Как отмечает В. Н. Сукачев (1953, с. 40), «каждое растительное сообщество, будет ли оно одновидовым или многовидовым, всегда в известной степени перенаселено растениями... Перенаселение на известной территории как несколькими и многими видами, так и одним видом растений в основном приводит к сходным результатам, именно к конкуренции между особями из-за средств жизни». Отсюда следует, что естественные растительные сообщества независимо от их видового состава используют доступные им материальные ресурсы среды практически полностью, а в условиях одинаковых местообитаний с равным количеством этих ресурсов, кроме того, и в более или менее одинаковом объеме. Одинаковое потребление материальных ресурсов позволяет предполагать одинаковое же усвоение солнечной энергии: известно, что разные по структуре фитоценозы при прочих равных условиях обладают сходной эффективностью использования солнечной радиации¹. Из сказанного напрашивается вывод, что как усвоение солнечной энергии, так и в конечном итоге накопление первичной продукции в разных по структуре естественных фитоценозах, но близких по условиям обитания не должно существенно различаться.

Имеющиеся материалы по продуктивности разных растительных сообществ, располагающихся в одинаковых или близких природных условиях, свидетельствуют о справедливости такого заключения. По данным польских исследователей, величина годичной продукции леса и луга, расположенных на одной территории, оказалась практически одинаковой (10 и 9 т/га в год); в лесостепи европейской части СССР, по данным В. Д. Утехина, первичная продуктивность лесных (дубравы), луговых и степных фитоценозов также в определенной степени сходна:

Растительное сообщество	Надземная годичная продукция, т/га			Автор
	лес	луг	степь	
Буковый лес и райграсовый луг (Польша)	10,2	8,7	—	Medwocka-Kornas, Lomnicki, 1967
Снытевая дубрава, чемерицевый луг, ковыльно-прямокоштровая степная растительность (Европейская лесостепь)	7,7	6,5	5,9	Утехин, 1973, 1976

¹ Как отмечает А. А. Ничипорович (1973), «растения в ценозах используют с более или менее одинаковыми коэффициентами полезного действия и поглощаемую энергию ФАР. В соответствии с этим при оптимальной обеспеченности и в сходных условиях освещенности разные фитоценозы формируют более или менее одинаковые урожаи» (с. 36).

Т а б л и ц а 1

Сравнение продуктивности разных фитоценозов пустыни Каракум
(по Нечаевой, Антоновой, 1970; Нечаева, 1976)

Растительность	Средний много- летний урожай надземной массы, ц/га в год	Колебания уро- жая по годам, ц/га
Кустарниковая		
<i>Haloxylon persicum</i> — <i>Carex physodes</i>	4,7	3,0—7,5
<i>Calligonum rubens</i> — <i>Mausolea eriocarpa</i> — <i>Carex physodes</i>	5,1	3,1—9,2
<i>Salsola arbuscula</i> — <i>Carex physodes</i>	4,6	2,0—8,6
Полукустарничковая		
<i>Salsola gemmascens</i> + <i>Artemisia kemrudica</i> — <i>Gamanthus gamocarpus</i>	4,5	2,2—10,5
Травянистая		
<i>Carex pachystylis</i> + <i>Poa bulbosa</i>	4,5	1,3—12,3

В пустыне Каракум, как показано Н. Т. Нечаевой (табл. 1), различные фитоценозы, несмотря на резко отличающийся видовой состав слагающих их видов, характеризуются одинаковой продуктивностью. Например, различия в урожае пяти растительных ассоциаций не выходят за пределы всего 4,5—5,1 ц/га, что объясняется одинаковыми запасами доступной для растений влаги. Интересно, что колебания урожая растительности в этих фитоценозах по годам, вызванные разным количеством атмосферных осадков, оказались гораздо больше, что подтверждает преимущественную зависимость продуктивности данных фитоценозов от гидрометеорологических условий, а не от видового состава естественной растительности.

Исходя из вышеизложенного, можно было бы ожидать, что и фитоценозы, представляющие собой различные возрастные стадии (сукцессии) растительного сообщества, должны также иметь одинаковую продуктивность, поскольку развиваются в условиях одного местообитания. Известно, однако, что продуктивность таких фитоценозов на определенном отрезке времени падает. Например, в дубраве Великоанадольского леса на Украине годовая продукция всей надземной фитомассы в разновозрастных насаждениях дуба (14, 41, 70 лет), хотя и близка друг другу, но тем не менее закономерно убывает с возрастом (18, 15, 13 т/га в год, табл. 2). По нашему мнению, одной из возможных причин такого уменьшения продуктивности может быть обеднение почв в результате связывания питательных веществ в многолетних частях деревьев. Достаточно сказать, что запас многолетних частей (ствол, крупные ветви и корни) в рассматриваемом случае достигает в 70-летнем насаждении 313 т/га против 65 т/га в 14-

Т а б л и ц а 2

Годичная продукция (т/га) всей надземной фитомассы в разновозрастных дубовых насаждениях Велико-Анадольского леса (по Быстрицкой, Ватковскому, 1975)

Возраст насаждения, лет	Ствол		Ветви	Годичные побеги		Всего
	древесина	кора		ауксибласты	листва	
14	10,5	2,8	2,0	0,4	2,6	18,3
41	7,8	1,3	2,3	0,3	2,9	14,6
70	5,0	0,6	3,3	0,5	3,5	12,9

летнем. Легко рассчитать из данных по химическому составу этих частей (Ремезов и др., 1959), что в многолетних частях 70-летнего насаждения связано более 1 т/га азота и более 2 т/га минеральных веществ (зола).

Безусловно, выведение из биологического круговорота на длительный срок такого количества доступных форм питательных веществ не может пройти бесследно для продуктивности фитоценоза. Уместно напомнить, что внесение в почву по 100—200 кг/га азота, фосфора и калия вызывает 2—3-кратное увеличение первичной продуктивности. Можно полагать, таким образом, что величина продуктивности таких фитоценозов также соответствует их обеспеченности ресурсами питания, а снижение продуктивности по мере увеличения возраста древостоя выступает вполне закономерным явлением, связанным в данном случае с ухудшением обеспеченности растений питательными веществами.

Интересно сравнить с рассматриваемой точки зрения продуктивность культурной и естественной растительности. Очевидно, культурная растительность, находящаяся в равных условиях с естественной, не отличается от нее более высокой продуктивностью. Высокие же ее показатели, которые, как считается, свойственны культурным растениям, обязаны, по мнению Одума (1975), лишь дополнительным «субсидиям» вещества и энергии в том или ином виде со стороны человека. Сравнение продуктивности посевов ячменя с природными фитоценозами в Европейской лесостепи показало, что посевы в целом несколько менее продуктивны (Утехин, 1976). Общее накопление надземной и подземной массы посевом ячменя не превышало здесь 123 ц/га, тогда как в естественном степном и лесном фитоценозе эта величина составила соответственно 170 и 187 ц/га. Очевидно, более совершенная структура целинных растительных сообществ обеспечивает более полное потребление ресурсов среды по сравнению с посевом. Вместе с тем оказалось, что посевы ячменя более эффективно (в 1,5—2,0 раза по сравнению с лесной растительностью) используют поглощенные ими ресурсы на создание продукции. Последнее, возможно, обеспечивается как раз теми «энергетическими субсидиями», которые имеет в виду Ю. Одум (например, в виде

распашки почвы, облегчающей функционирование корней и снижающей расходы на дыхание и т. д.).

Таким образом, можно полагать, что величина первичной продукции природных фитоценозов в целом задается материально-энергетическими ресурсами среды, максимальное использование которых растительностью обуславливает максимальную же первичную продуктивность. Важно подчеркнуть, что сказанное относится лишь к естественным фитоценозам, обладающим обычно совершенной структурой. Безусловно, то или иное нарушение такой структуры может сопровождаться значительным снижением первичной продуктивности.

ВОЗМОЖНОСТИ УВЕЛИЧЕНИЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ

Как показано выше, продуктивность природных фитоценозов определяется в основном их обеспеченностью материальными ресурсами и способностью растительности их максимально использовать. Очевидно, повышения первичной продуктивности можно достичь в основном лишь двумя путями: во-первых, путем увеличения уровня потребления растительностью ресурсов среды в случае неполного их использования при нарушении естественной структуры фитоценоза и, во-вторых, путем увеличения количества самих ресурсов (удобрение, полив и т. д.).

Естественный растительный покров обычно максимально использует те или иные ресурсы, что достигается прежде всего благодаря высокому совершенству структуры природных фитоценозов. Особое значение в этом случае приобретает разнообразие жизненных форм растений (биоморф), занимающих различные экологические ниши и осваивающих различные уровни воздушной и почвенной сред. Показано, например, что травянисто-кустарниковые сообщества в пустынях осваивают толщу почвы мощностью 10 м, травянисто-полукустарниковые — 1,5—2 м, травянистые — около 1 м (Нечаева, 1974). Оптимальный состав жизненных форм, который, как правило, свойствен естественным фитоценозам, позволяет им наиболее полно использовать ресурсы питания, влаги и света и за счет этого создавать максимальную продукцию. Но в нарушенных фитоценозах их структура может оказаться настолько ухудшенной, что потребление ресурсов среды значительно снижается. В этом случае искусственное введение в состав этих фитоценозов растений других жизненных форм и общее увеличение видового разнообразия растительности позволяет восстановить высокий уровень продуктивности. Например, создание искусственных фитоценозов из разных видов растений, относящихся к различным жизненным формам, дает возможность в несколько раз увеличить первичную продуктивность пустынных пастбищ (табл. 3).

Очевидно, состав растений таких пастбищ до улучшения был настолько обеднен в результате деятельности человека (выруб-

Т а б л и ц а 3

Увеличение первичной продуктивности путем создания искусственных фитоценозов (по Нечаевой, 1974)

Фитоценоз	Урожай растительности, ц/га			
	1-й год	3-й год	8-й год	12-й год
Искусственный чогоновыи полынник	4,6	14,7	13,1	—
Целинный мятливый осочник (конт-роль)	3,0	2,9	2,2	—
Искусственный черкезовый белосаксаульник на приколодезных песках	5,2	9,1	19,1	18,1
Целинный астратальник там же (конт-роль)	3,0	1,9	0,8	0,2

ка деревьев и кустарников, перевыпас), что оставшиеся виды не обеспечивали высокого уровня потребления ресурсов среды. Продуктивность таких фитоценозов оказывалась значительно сниженной (Нечаева, 1975).

При оптимальной структуре фитоценоза дальнейший рост первичной продуктивности ограничивается количеством материально-энергетических ресурсов среды и поэтому возможен лишь при его увеличении. Обеспеченность растений такими ресурсами, как солнечная энергия и запасы CO_2 в деятельном слое воздуха, обычно не поддается регулированию и поэтому не может быть использована для управления продуктивностью экосистем в естественных условиях. Нужно подчеркнуть при этом, что поступление солнечной энергии определяет порог первичной продуктивности (потенциальную продуктивность) в биосфере, достижение которого возможно лишь при оптимальной обеспеченности растений ресурсами питания и влаги. Поэтому управление продуктивностью в данном случае должно сводиться к оптимальному снабжению растений влагой и элементами минерального питания.

Как уже отмечалось, величина первичной продуктивности многих наземных экосистем, особенно в условиях умеренных и засушливых зон, чаще всего ограничивается недостатком влаги, а изменение ее количества в ту или иную сторону вызывает соответствующее изменение первичной продуктивности этих экосистем. Известно, что количество создаваемой растительными сообществами продукции в этих условиях линейно (или близко к этому) зависит от количества доступной растениям влаги (Будыко, Ефимова, 1968; Дроздов, 1969; Базилевич, Родин, 1971, Утехин, 1977, и др.)¹ Особенно отчетливо такая зависимость

¹ Линейный характер зависимости обычно искажается влиянием температуры окружающей среды в результате изменения величины транспирации растений и физического испарения воды (эвапотранспирации), а следовательно, и эффективности расхода воды при изменении температуры. Поэтому при изучении такой зависимости обычно в той или иной форме вводится поправка на температуру (гидротермический коэффициент, радиационный индекс сухости и т. д.).

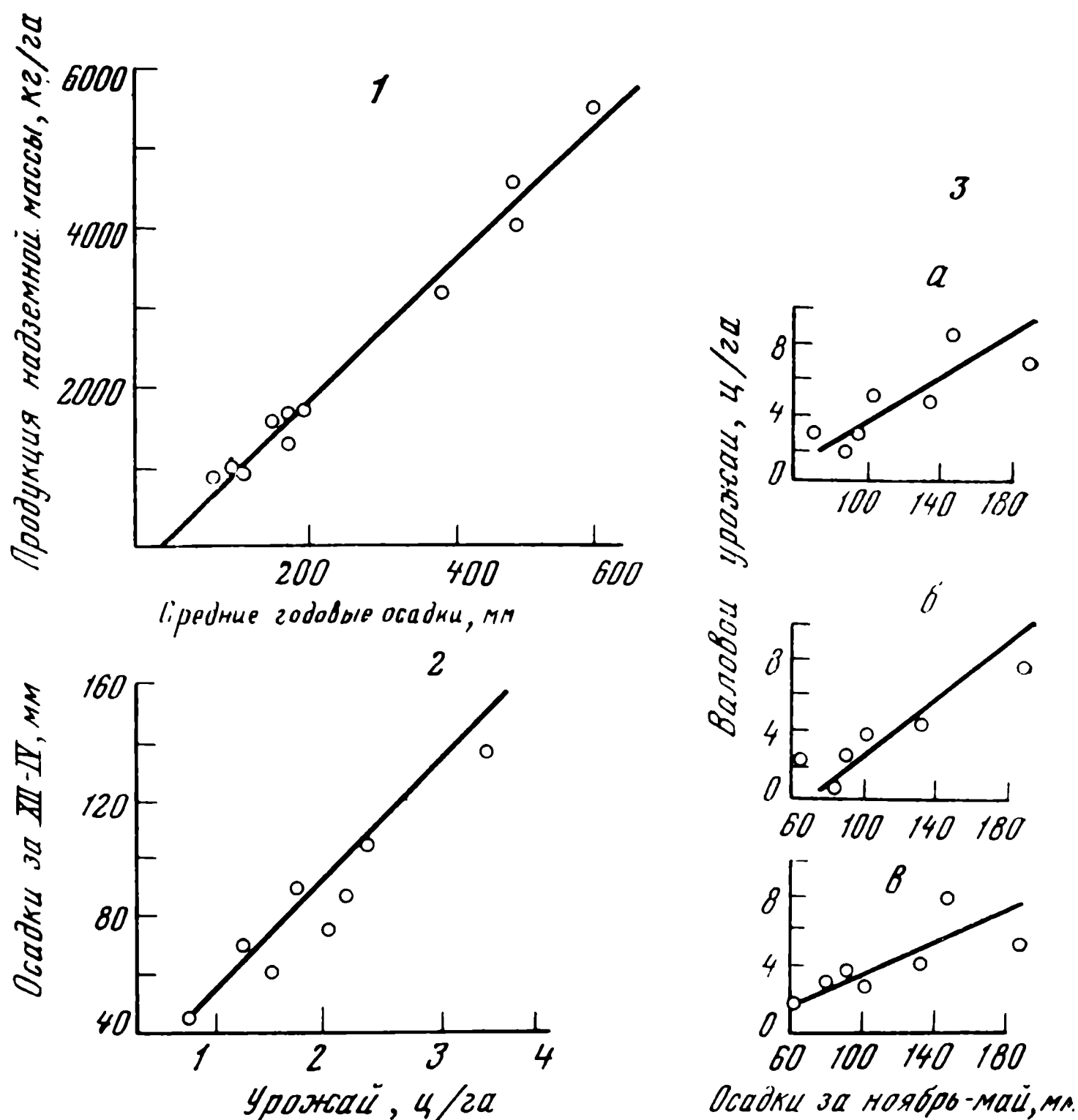


Рис. 1. Зависимость продуктивности растительности от количества осадков 1 — злаковники в Юго-Западной Африке (Вальтер, 1968); 2 — эфемеровая растительность саксаулово-илачных пастбищ в пустыне Каракум в разные годы (1941—1950) (Нечаева, 1958); 3 — растительность в пустыне Каракум в 1960—1966 гг.: а — на межгрядовых выровненных песках, б — в такыровидном понижении, в — на грядобугристых песках (Нурбердиев, 1970)

проявляется в условиях крайнего недостатка влаги (пустыни, полупустыни, сухие степи и т. д., рис. 1). Имеются, например, данные, свидетельствующие о пропорциональной зависимости продуктивности растительных сообществ в пустынях Африки от количества атмосферных осадков (Вальтер, 1968). Поэтому не удивительно, что дополнительное снабжение растений водой в условиях недостаточного или умеренного увлажнения выступает наиболее эффективным средством увеличения первичной продуктивности.

Помимо характера увлажнения, большое влияние на первичную продуктивность оказывают условия минерального питания растений. В естественных экосистемах запасы минеральных элементов в почве в отличие от запасов влаги относительно по-

Т а б л и ц а 4

**Влияние минеральных удобрений на эффективность расхода
воды овсом (по Прянишникову, 1963а)**

Влажность почвы, % от полной влагоемкости	Расход воды на единицу сухого вещества	
	без удобрений	с удобрениями
20	444	282
40	402	334
60	483	372
80	505	409

стоянны, и поэтому их воздействие на продуктивность растений мало заметно. Однако опыты с внесением удобрений в почву показывают, что изменение количества минеральных элементов весьма ощутимо сказывается на первичной продуктивности.

Обычно считается, что действие минеральных удобрений может быть эффективным лишь при достаточном увлажнении, когда прекращается лимитирующее влияние влаги. На самом деле положительное действие удобрений возможно и при относительном недостатке влаги. Механизм такого действия связан с тем, что минеральные удобрения, прежде всего, позволяют растениям более эффективно использовать влагу (табл. 4). Известно, например, что при увеличении снабжения растений питательными веществами их потребность в воде значительно уменьшается (Рэссель, 1936; Прянишников, 1963а; Работнов, 1970, 1974). Следовательно, чем больше в почве питательных веществ, тем меньше требуется воды для создания одного и того же количества продукции, и, наоборот, чем хуже питание растений, тем ниже эффективность использования ими воды. Интересно, что по этой причине воздействие минеральных удобрений на природные фитоценозы сопровождается значительной мезофитизацией растительного покрова (Работнов, 1970). Данное явление связано с тем, что дополнительное поступление элементов минерального питания снижает потребность растений в воде и этим как бы уменьшает «физиологическую сухость» местообитания, делая его пригодным для более влаголюбивых форм растений.

Описанное действие удобрений связано, прежде всего, с улучшением водных свойств растений. Под влиянием удобрений улучшается оводненность тканей растений, повышается их водоудерживающая способность и, как следствие, снижается непродуктивный расход воды на транспирацию (Алексеев, Гусев, 1957). Характерно, что такое действие удобрений проявляется как при недостаточном увлажнении, так и при оптимальном, однако в последнем случае эффект все же оказывается более высоким. Таким образом, даже при слабой обеспеченности растений водой можно достичь увеличения первичной продуктивности.

Т а б л и ц а 5

Продуктивность растений при выращивании на почве и в условиях гидропоники (по Давтяну, 1972)

Растение	Накопление сухого вещества за вегетацию		Растение	Накопление сухого вещества за вегетацию	
	на поч- ве, ц/га	при открытой гидропонике, ц/га		на поч- ве, ц/га	при открытой гидропонике, ц/га
Помидоры	42,7	126	Петрушка	3	20
Сахарная свекла	183	402	Базилик	3	35
Розовая герань	44	264	Сельдерей	2	14
Салатная зелень	2	25			

ности путем дополнительного снабжения растений недостающими элементами минерального питания.

В целом дополнительное водоснабжение и внесение минеральных удобрений повышает обеспеченность растений ресурсами среды и тем самым служит материальной основой увеличения первичной продуктивности. Увеличение количества этих ресурсов оказывается эффективным при их раздельном действии, но особенно велик эффект от их совместного действия при условии сбалансированного применения. Это наиболее отчетливо проявляется при выращивании растений в условиях гидропоники, где поступление питательных веществ строго дозировано. Продуктивность растений в этих условиях оказывается во много раз выше, чем при выращивании в открытом грунте при том же солнечном освещении и оптимальном снабжении влагой и минеральными веществами (табл. 5).

При полном насыщении влагой и минеральным питанием дальнейший рост продуктивности растительности ограничивается количеством поступающей солнечной энергии. Повышение продуктивности в этом случае возможно лишь при искусственном увеличении количества света. При выращивании растений в условиях светокультуры, когда снабжение растений искусственным светом превышает естественное освещение, продуктивность растений значительно возрастает (Мошков, 1976). Очевидно, продуктивность растений в условиях светокультуры при полном насыщении светом представляет собой тот предел продуктивности, который отражает максимальную производительную способность растений и определяется их биологическими особенностями.

Как можно видеть из изложенного, система мероприятий, направленных на увеличение первичной продуктивности, складывается из нескольких последовательно связанных этапов, каждый из которых имеет свой предел продуктивности: 1) совершенствование структуры растительных сообществ, обеспечиваю-

щее полное использование материальных ресурсов среды; при достижении оптимальной структуры предел продуктивности устанавливается по количеству ресурсов среды; 2) увеличение количества материальных ресурсов среды (вода, минеральное питание, CO_2); при насыщении этими ресурсами продуктивность в естественных условиях осбещення ограничивается количеством солнечной радиации; 3) улучшение снабжения растений светом путем искусственного освещения (светокультура). При полном насыщении светом устанавливается абсолютный порог продуктивности, обусловливаемый предельной биологической способностью растений синтезировать органическое вещество. Таким образом, видно, что в природных экосистемах растительность обладает значительными продукционными резервами, которые в естественных условиях не могут быть полностью реализованы из-за недостатка тех или иных ресурсов, в том числе солнечной радиации.

До сих пор мы говорили о первичной продуктивности в целом, имея в виду формирование растительностью всей массы органического вещества. Однако с точки зрения хозяйственного значения интерес представляет обычно только часть этой массы, пригодная для использования (хозяйственная продукция). Ее доля по отношению ко всей накопленной первичной продукции может колебаться в зависимости от многих условий в широких пределах. Существенное значение хозяйственная продуктивность имеет в условиях пастбищного использования растительности. В данном случае она выражается в величинах поедаемого (кормового) запаса растительности, непосредственно доступного животным. Доля продукции, приходящейся на поедаемый запас, определяется многими условиями: доступностью растительной массы животным, наличием непоедаемых видов растений и их частей (ядовитых или защищенных) и т. д. В условиях различных пастбищ и в различных фитоценозах поедаемый запас растительности изменяется в больших пределах. На величину поедаемого запаса большое влияние оказывает сезонность. Известно, например, что многие виды растений в летнее время не поедаются животными, тогда как в осенне-зимний период служат хорошим кормом (табл. 6).

Кормовые качества пастбищной растительности определяются ее питательной ценностью, легкостью усвоения животными (переваримостью). Известно, что питательная ценность различных растений значительно различается. Более того, даже один и тот же тип растительности имеет различную ценность в различные сезоны и годы. Все это вызывает значительные колебания валового количества питательных веществ на пастбищах, а значит и хозяйственной продуктивности.

Таким образом, изучение и оценка продуктивности пастбищ и других хозяйственно ценных источников первичной продукции должны сопровождаться учетом их хозяйственной продуктив-

Таблица 6

Соотношение биологической и хозяйственной продуктивности фитоценозов на пастбищах Каракумов (по Нечаевой, Антоновой, 1970)

Тип пастбища	Всё.а		Лето		Осень		Зима	
	вало- вой	поедае- мый	вало- вой	поедае- мый	вало- вой	поедас- мый	вало- вой	поедае- мый
Саксаулово-илаковый	$\frac{3,3}{100}$	$\frac{2,6}{79}$	$\frac{3,0}{100}$	$\frac{1,4}{47}$	$\frac{2,2}{100}$	$\frac{1,6}{73}$	$\frac{1,5}{100}$	$\frac{0,8}{53}$
Кандымово-илаковый	$\frac{4,5}{100}$	$\frac{3,5}{78}$	$\frac{3,9}{100}$	$\frac{1,9}{48}$	$\frac{2,1}{100}$	$\frac{1,0}{48}$	$\frac{1,6}{100}$	$\frac{0,8}{50}$
Боялычево-полынно-илаковый	$\frac{3,9}{100}$	$\frac{2,8}{72}$	$\frac{3,6}{100}$	$\frac{2,3}{64}$	$\frac{2,4}{100}$	$\frac{1,1}{46}$	$\frac{1,7}{100}$	$\frac{0,9}{53}$
Полынно-тетыровый	$\frac{2,0}{100}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{4,3}{100}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{4,0}{100}$	$\frac{2,2}{55}$	$\frac{2,8}{100}$	$\frac{1,7}{61}$

Примечание. Числитель — запас кормов в ц/га; знаменатель — в %.

ности. На пастбищах такие исследования должны включать оценку поедаемости растений, их питательности (переваримости), содержания питательных веществ и т. д. Важное значение имеет разработка мероприятий по направленному изменению особенностей растительности, позволяющему увеличить ее кормовую продуктивность.

Существующие зависимости между количеством материальных ресурсов среды и первичной продуктивностью, очевидно, постоянны и свойственны конкретным территориям, что позволяет предсказывать потенциально возможную или ожидаемую продуктивность при изменении тех или иных условий. Для расчета этой продуктивности разными авторами используются эмпирические уравнения, которые позволяют определять первичную продуктивность, исходя, в частности, из климатических показателей (температура, осадки). В условиях пустынь, где набор фактов, влияющих на первичную продуктивность невелик, такие уравнения наиболее просты. Например:

$$u = 0,016x + 0,002y - 0,153z + 0,17,$$

где u — валовой урожай сухой массы растений (ц/га); x — осадки за ноябрь — май (мм); y — сумма положительных температур воздуха за период от начала осадков до времени наступления максимума урожая; z — дефицит влажности воздуха за февраль — апрель (мм) (Федосеев, Нечаева, 1962); или для урожая весенних трав;

$$u = 10,48x - 0,09,$$

где u — максимальный урожай; x — коэффициент увлажнения (рассчитывается как отношение количества выпавших осад-

ков к сумме среднесуточного дефицита влажности воздуха за влажный период года) (Нурбердиев, 1970). В. Д. Утехин (1976 для косимой степи Курской области (Центрально-Черноземный заповедник) предлагает следующее уравнение:

$$P = -53 + 0,09R + 34E/E_0,$$

где P — видимая абсолютно-чистая надземная продукция; R — показатель радиационного баланса, E/E_0 — отношение испарения к испаряемости.

Как видно из предлагаемых уравнений, почти все они строятся на основании показателей водно-теплового режима. Это еще раз свидетельствует, что первичная продуктивность естественных экосистем задается в основном этими показателями таким образом, представляет собой постоянную величину, свойственную каждому конкретному местообитанию с его особенностями водно-теплового режима.

ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЖИВОТНЫХ-ФИТОФАГОВ КАК ФАКТОР ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ

Как мы отмечали выше, формирование первичной продукции в условиях экосистем пастбищного типа представляет собой промежуточный этап продукционного процесса, необходимый для образования вторичной продукции.

Использование растительности пастбищными животными сопряжено с отчуждением растительной массы, основная часть которой приходится на живые ткани (зеленые растения), что, как известно, отличает «пастбищный» тип использования растительности от «детритного», связанного с потреблением преимущественно отмершей растительности. Отчуждение живой фитомассы не может проходить бесследно для растений: оно влечет за собой изменение фотосинтеза и в конечном итоге может отражаться на первичной продуктивности и других функциях растительного покрова. Поэтому в экосистемах важное значение приобретают регулирующие механизмы, от которых зависит характер взаимоотношений фитофагов и растительности.

Трофические взаимоотношения растительности и растительноядных животных отличаются значительной сложностью и своеобразием. Очевидно, такие отношения следует относить к самостоятельному типу трофических связей, аналогичных отношениям типа «хищник — жертва», «паразит — хозяин». Закономерности взаимоотношений в системе «фитофаги — растения» в отличие от последних двух слабее изучены, что, по-видимому, объясняется традиционной разобщенностью специалистов различного профиля (ботаников и зоологов), не обеспечивающей необходимого в таких исследованиях комплексного ботанико-зоологического подхода. Изучение закономерностей трофических взаимоотношений растительноядных животных и растительности требует знания особенностей и силы трофического воздействия животных на растительность, особенностей реакции растительности на это воздействие, а также естественных механизмов, регулирующих характер этих отношений.

Помимо прямого (трофического) воздействия животных на растительность, большое значение имеют также и косвенные формы воздействия, которые, в частности, выражаются в обогащении почв элементами минерального питания за счет продуктов метаболизма животных, изменения плодородия почв в ре-

зультате механических форм деятельности (вытапывание почв, роющая деятельность) и т. д.

Обычно считается, что интенсивное воздействие пастбищных животных на окружающую среду обязано прежде всего хозяйственной деятельности человека, связанной с неумеренным ростом поголовья сельскохозяйственных животных. Однако есть основания полагать, что и дикие пастбищные млекопитающие, вытесненные в настоящее время человеком из большинства своих мест обитания, существенно не отличались ни количеством, ни своей ролью от современных сельскохозяйственных животных. Подтверждением этому служат такие известные факты, как сохранение необычайно высокой плотности поголовья диких животных на охраняемых территориях саванн Африки, чрезвычайно возросшая плотность поголовья сайгаков в Казахстане и в Калмыкии, диких копытных в Бадхызском заповеднике (Туркмения) и т. д. Роль этих млекопитающих в местах их высокой плотности и в настоящее время не уступает роли сельскохозяйственных животных. О высокой плотности диких млекопитающих в прошлом пишут Н. К. Верещагин и И. М. Громов (1977, с. 37). По мнению этих палеотериологов, «численность стад крупных травоядных в позднеплейстоценовых тундростепях была близка к существующей в саваннах Африки или к существовавшей в прериях Америки до внедрения туда европейцев».

Тех же взглядов придерживается К. В. Станюкович (1950), которому удалось еще относительно недавно наблюдать большие скопления диких копытных в отдаленных местах Средней Азии. Основываясь на своих личных впечатлениях и на наблюдениях других исследователей Азии (Н. М. Пржевальский, П. К. Козлов и др.), он считает, что воздействие пасущихся сельскохозяйственных животных аналогично воздействию диких копытных. Более того, по его мнению, вытеснение в настоящее время диких копытных, которые в свое время были распространены шире, чем домашние животные, заселяя и непригодные для человека пространства, явилось причиной восстановления прежде нарушенных ими территорий, в частности причиной закрепления песков. Можно считать на основании сказанного, что в настоящее время место диких копытных в экосистемах пастбищ заняли домашние животные, воздействие которых на окружающую среду во многом сходно с воздействием диких. Поэтому взаимоотношения растительных животных и растительности, наблюдаемые в настоящее время, можно, очевидно, считать закономерным явлением, свойственным пастбищным экосистемам как в естественном состоянии, так и при использовании человеком.

ВЛИЯНИЕ ОТЧУЖДЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ МАССЫ ЖИВОТНЫМИ НА ПЕРВИЧНУЮ ПРОДУКТИВНОСТЬ

Пастьба животных, как известно, является одним из самых мощных факторов воздействия на растительность. Механизмы такого воздействия разнообразны, но наиболее важной и специфичной формой влияния выступает непосредственное отчуждение (сравливание) животными растительной массы. Необходимо подчеркнуть при этом, что величина отчуждения складывается не только из непосредственно потребляемой в пищу растительности, но и из кормовых остатков, представляющих собой тем или иным путем отчужденные, но несъеденные части растений. Очевидно, к разряду кормовых остатков следует относить и тот отпад растений, который образуется при вытаптывании копытными млекопитающими. Эти величины, как будет показано ниже, составляют значительную долю общей величины отчуждения и часто не уступают по размерам непосредственному потреблению растений в пищу.

Отчуждение растительной массы вызывает глубокие изменения в растительном покрове. Под его влиянием меняется состояние, состав и продуктивность пастбищной растительности. В зависимости от силы воздействия такие изменения приобретают разный характер, образуя ряд последовательных смен пастбищных типов растительности, или так называемых стадий пастбищной дигрессии. Впервые это явление было описано Г. Н. Высоцким (1915) для полупустынных и степных районов европейской части России, а к настоящему времени выполнено большое количество исследований, характеризующих пастбищную дигрессию в самых различных природных условиях (Пачоский, 1917; Шенников, 1941; Морозова, 1940, 1972; Кожевникова, Трулевич, 1971; Горшкова, 1973; Работнов, 1974, и др.). В большинстве исследований пастбищная дигрессия рассматривается как последовательная смена состояния, продуктивности и структуры растительного покрова при усилении пастьбы животных, направленная в сторону ухудшения. Лишь на первых стадиях дигрессии состояние растительности, по этим представлениям, может оставаться прежним. Характерно при этом, что продуктивность за счет разрастания непоедаемых видов растений не всегда снижается и может оставаться на всех стадиях дигрессии на относительно постоянном уровне.

Несколько иначе понимает пастбищную дигрессию О. И. Морозова (1940, 1950). Она характеризует ее как такой последовательный ряд пастбищных смен растительности при усилении пастбищных нагрузок, для которого свойственно сначала постепенное улучшение состояния, увеличение видового разнообразия и продуктивности растительности, затем ее постепенная деградация. О. И. Морозова вводит понятие коренной стадии пастбищной дигрессии, для которой характерна наивысшая продуктивность и наибольшая кормовая ценность растительности при

определенной пастбищной нагрузке. Изменение пастбищной нагрузки как в сторону усиления, так и в сторону ослабления вызывает отрицательную реакцию растительности и уменьшение кормовых ресурсов.

Из сказанного видно, что выпас животных в зависимости от напряженности может в ту или иную сторону менять состояние растительности, увеличивать или уменьшать ее продуктивность. Действительно, уже давно стало известно, что выпас определенной силы оказывает благотворное влияние на растительность и необходим для нормального существования растительных сообществ. Вместе с тем чрезмерный выпас вызывает деградацию растительного покрова и снижение его продуктивности.

Что касается деградации растительности при больших пастбищных нагрузках, то это явление понятно, в настоящее время хорошо изучено и не требует специального рассмотрения. Отметим лишь несколько наиболее общих моментов. Прежде всего чрезмерное отчуждение растительной массы вызывает уменьшение площади фотосинтезирующих органов растения (листьев) и тем самым снижает общее количество создаваемого в процессе фотосинтеза органического вещества, а значит снижает первичную продуктивность растительного сообщества. Далее, при чрезмерном отчуждении вновь создаваемые растением продукты фотосинтеза и имеющиеся в растении запасы питательных веществ целиком расходуются для восстановления утраченной массы, в результате чего растения не обеспечивают себя резервными питательными веществами, истощаются, теряют устойчивость к неблагоприятным внешним воздействиям, угнетаются другими видами. По этой же причине уменьшается рост и масса корней и даже ухудшается их поглощающая способность (Смелов, 1966). Все это приводит к снижению продуктивности растений.

Помимо прямого отчуждения растительной массы отрицательное воздействие неумеренной пастбы животных может проявляться и косвенным путем через ухудшение условий среды (микроклимата, свойств почвы, влагообеспеченности и т. д.), о чем подробнее будет сказано ниже.

В целом под влиянием чрезмерного стравливания происходит угнетение растительности, обеднение ее видового состава и в конечном итоге деградация. Угнетению, прежде всего, подвергаются виды растений, наиболее поедаемые животными и плохо выносящие стравливание. По этой причине непоедаемые (ядовитые, хорошо защищенные) получают преимущество в растительном покрове, увеличивают свою фитомассу, за счет чего общая продуктивность фитоценоза часто остается на прежнем уровне (табл. 7). Кормовая же продуктивность таких сообществ резко ухудшается. Показано, например, что доля непоедаемых видов растений типчаково-нителистниковых пастбищ Забайкалья на последних стадиях дигрессии увеличивается с 7 до 50%, поедаемых уменьшается с 80 до 25% (Горшкова, 1973).

Т а б л и ц а 7

**Продуктивность растительности типчаково-нителистниковых
пастбищ в Забайкалье на разных стадиях дигрессии,
ц/га (Горшкова, 1973)**

Стадия дигрессии	1968	1969	1970	1971
I	6,9	7,6	5,2	11,2
II	6,7	12,6	3,5	11,2
III	6,2	8,0	3,9	14,3
IV	6,2	7,3	2,7	9,2

Менее известно и хуже изучено положительное влияние пастбы животных на пастбищную растительность. Это отмечает, например, И. П. Шенников (1941), по мнению которого «в обычные представления о вредном влиянии пастбы должен быть внесен ряд существенных оговорок и поправок» (с. 222). Впервые положительное действие умеренной пастбы было отмечено для степной растительности И. К. Пачоским (1908, 1917), который показал, что прекращение выпаса или слабый выпас копытных животных сопровождается вытеснением типичной степной разнотравно-злаковой растительности корневищными и бурьянистыми видами растений. Происходит забурьянивание степей и снижение кормовой ценности растительности. В то же время умеренный выпас поддерживает растительность в оптимальном состоянии.

В дальнейшем исследования, выполненные на лугах Европейского севера, также показали, что прекращение выпаса скота сопровождается ухудшением продуктивности растительного покрова, в частности высокопроизводительные разнотравно-злаковые фитоценозы превращаются в низкопродуктивные замоховые луга. И, наоборот, интенсивный выпас возвращает эти луга в высокопроизводительное состояние, при этом их кормовая продуктивность возрастает в 2—3 раза (Шенников, Бологовская, 1927; Шенников, 1941).

В пустынях умеренный выпас также поддерживает пастбищную растительность в высокопродуктивном состоянии. Отсутствие же выпаса приводит к разрастанию на поверхности почвы мхов и лишайников и к выпадению большинства высших растений, в том числе типичных пустынных растений: песчаной осоки, саксаула, джужгуна и др. Продуктивность растительного покрова в этом случае снижается более чем в 2 раза (Морозова, 1940, 1950, 1972; Нечаева, 1954; Вальтер, 1974).

В тундре при отсутствии выпаса северных оленей ягельные пастбища также деградируют: ценные кустистые лишайники сменяются малоценными видами лишайников или сфагновыми мхами и другими неягельными группировками. Необходимым

условием поддержания лишайниковых пастбищ в высокопродуктивном состоянии является умеренный выпас (Работнов, Говорухин, 1950; Андреев, 1968). Более того, выпас оленей способствует замене лишайниковых пастбищ на еще более ценные в кормовом отношении и более продуктивные травянистые сообщества (Уткин, 1974).

Интересно, что положительная роль отчуждения животными растительной массы сказывается даже на сельскохозяйственных культурах. Отчуждение косулями и зайцами зимой до 11% и летом до 1,5% фитомассы на посевах ржи, ячменя, капусты вызвало заметное увеличение урожая зеленой массы этих растений (Kaluzinski, Bresinski, 1976).

В целом положительная роль умеренного выпаса известна и в теории, и в практике пастбищного хозяйства и используется как важное мероприятие для улучшения или поддержания лугов и пастбищ в высокопроизводительном состоянии.

ПРЕДПОСЫЛКИ СОХРАНЕНИЯ (УВЕЛИЧЕНИЯ) ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ ПРИ ОТЧУЖДЕНИИ ФИТОМАССЫ

Часто считают, что сохранение растениями нормальной продуктивности при отчуждении фитомассы теоретически невозможно, поскольку любое уменьшение фотосинтезирующей массы или других деятельных органов растения должно якобы приводить к необратимому уменьшению количества синтезируемого в процессе фотосинтеза органического вещества. Действительно, имеющиеся данные показывают, что удаление некоторой части деятельных органов растений (листьев, корней) приводит к снижению интенсивности продукционного процесса и уменьшению продуктивности растения. Так, в опытах И. А. Куперман и Е. В. Хитрово (1977) при удалении верхушек листьев или корневых окончаний все показатели продукционного процесса в растениях (расход вещества на дыхание, на прирост и т. д.) значительно ухудшались, а прирост органического вещества (вес растения) уменьшался в 3—7 раз. Однако данный вывод справедлив только в том случае, если речь идет о потенциальной продуктивности растений, т. е. как считают и сами авторы, при условии оптимальной обеспеченности растений материально-энергетическими ресурсами, когда продуктивность определяется биологическими возможностями растений, а не количеством этих ресурсов. В частности, в приведенном выше примере растения выращивались в водной культуре под светоустановкой, т. е. при полной обеспеченности энергией и необходимыми веществами. Иное дело в природных условиях. Как было показано выше в разделе о формировании первичной продукции, в природе достижение потенциальной продуктивности растений практически невозможно: реальная продуктивность здесь всегда отстает от

потенциальной, так как постоянно ограничивается недостатком каких-либо ресурсов среды. Возникает вопрос, какой же будет продуктивность растений при отчуждении деятельной фитомассы в условиях ограниченного количества ресурсов. Совершенно очевидно, что результат будет зависеть от соотношения между продукционной способностью таких растений и их обеспеченностью необходимыми ресурсами: если снижение продукционных способностей, вызванное отчуждением, будет не слишком большим и растительность сохранит возможность полностью использовать все доступные им ресурсы, то уменьшения продуктивности не произойдет. Таким образом, искусственное понижение продукционной способности растений путем удаления части их органов может и не отражаться на реальной продуктивности растительности, если такая способность не опустится ниже возможностей среды обеспечить создание продукции. Очевидно, растения с меньшей фотосинтезирующей массой в условиях недостатка ресурсов способны создавать такое же количество продукции, какое и растения с большей массой. Некоторый избыток массы, вероятно, можно без ущерба для продуктивности удалять, поддерживая остающуюся фитомассу на оптимальном уровне. Становится понятным, почему растительность, используемая животными, при меньшей фотосинтезирующей поверхности (площади листьев) и при меньшей массе корней может создавать столько же продукции, сколько создает неповрежденная растительность с большей производительной массой.

Сохранение продуктивности, а в некоторых случаях даже ее увеличение при отчуждении фитомассы обеспечивается различными путями, которые ранее уже обсуждались в печати (Абатуров, 1975; Добринский и др., 1978; Harris, 1974). Прежде всего сюда относится свойство растений временно усиливать интенсивность фотосинтеза у оставшейся после отчуждения части растительной массы (табл. 8), что несколько компенсирует уменьшение площади фотосинтезирующей поверхности (Любименко, 1921; Любименко, Петелина, 1922; Любименко, Щеглова, 1933; Мокроносов, Иванова, 1971). Более того, как показали эксперименты, у подопытных растений при отчуждении небольшой части листьев (не более 25%) за счет усиления фотосинтеза происходит не только полная компенсация изъятой массы, но даже некоторое увеличение конечной продукции растения (табл. 9). И только при более высоком отчуждении возрастание интенсивности фотосинтеза не может полностью компенсировать этих потерь.

Далее, такое свойство растений как способность отрастать заново (давать отаву) и тем самым вегетировать более долгий срок позволяет им не только восстановить утраченную массу, но и увеличить суммарную продукцию. По данным В. И. Евсеева и Слугиной (1938), при частых срезках растений их урожай в текущем году за счет отав оказывается обычно значительно выше,

Таблица 8

Количество сухого вещества, созданного в расчете на единицу площади листьев (интенсивность фотосинтеза), у люпина желтого при удалении части листьев (по Любименко, Петелиной, 1922)

Вариант	Фактическая площадь оставшихся листьев, %	Сухое вещество	
		г/дм ²	%
Нормальное растение (контроль)	100	1,40	100
Удалено по 1 листу	81	1,50	107
» по 2 листа	82	1,54	110
» по 3 »	89	1,56	111
Удалено по 4 »	59	1,53	110
» по 5 листьев	39	1,55	111
» по 6 »	25	1,77	126
» по 7	9	1,90	136

Таблица 9

Вес растений (редиска) при удалении разного количества листьев (Любименко, 1921)

Вариант	Сухое вещество	
	г	%
Растения без удаления листьев (контроль)	0,5765	100
Удалено по 25% листьев	0,5934	103
» по 50% »	0,3485	60
» по 75%	0,1956	34

чем при отсутствии стравливаний (табл. 10). Нужно добавить к этому, что и питательная ценность отрастающей массы (отавы) значительно выше, чем у нестравливаемых растений (табл. 11). Следует заметить, однако, что урожай растений, подвергавшихся слишком частым срезам, в последующие годы снижается (см. табл. 10). В целом за счет отрастания отавы растения дольше вегетируют, в их отрастающей массе поддерживается постоянно высокое содержание питательных веществ.

Отчуждение побегов и листьев у растений имеет важное значение для роста и развития растений. Под влиянием скусывания тех или иных органов растения происходит перераспределение потока питательных веществ и ассимилянтов между вегетативными и генеративными органами растений, в результате чего усиливается или замедляется рост и развитие различных частей растений, меняются сроки наступления фенологических фаз. Например, удаление листьев у томатов и других растений ускоряет их развитие, растения начинают раньше цвести (Леопольд, 1968). И, наоборот, удаление генеративных органов омолаживает

Т а б л и ц а 10

Влияние количества срезов на текущую и последующую продуктивность многолетних растений (по Евсееву, Слугиной, 1938)

Вид	Число срезов	Урожай надземной массы по срокам в 1935 г., ц/га						Урожай в 1936 г., ц/га		
		8.V	24.V	27.VII	6.VIII	23.X	Всего	11.V	4.VI	Всего
Овсяница степная	5	27,6	6,3	8,1	3,9	3,2	49,0	4,5	3,6	8,1
	3	26,6	6,0	6,9	—	—	39,5	7,1	6,5	13,6
	2	22,4	6,5	—	—	—	—	12,1	6,4	18,5
	1*	—	—	—	—	—	29,3	—	—	12,2
Костер Безостый		14.V	27.V	3.VII	30.VII	23.X	Всего	30.V	14.VI	Всего
	5	5,9	4,5	5,7	4,5	0,9	21,5	2,9	2,3	5,2
	3	5,5	3,8	3,8	—	—	13,1	7,9	7,2	15,1
	2	5,0	4,1	—	—	—	—	8,8	6,2	15,0
Житняк ширококолосый	1*	—	—	—	—	—	14,0	—	—	9,0
		6.V	23.V	27.VI	1.VIII	23.X	Всего	10.V	14.VI	Всего
	5	6,2	6,9	5,3	1,5	1,2	21,0	2,3	3,1	5,4
	3	7,0	6,3	5,9	—	—	19,2	5,0	4,8	9,0
Люцерна	2	5,7	6,1	—	—	—	—	6,2	4,3	10,8
	1*	—	—	—	—	—	—	—	—	9,6
		31.V	26.VI	6.VIII	23.X	Всего				
	4	10,9	6,2	3,9	0,6	21,6				
	3	10,1	6,5	4,4	—	21,0				
	1*	—	20,2	—	—	20,2				

П р и м е ч а н и е. Звездочкой обозначен вариант, в котором срезание проводилось в период цветения (10—12 июня у злаков), т. е. после окончания нарастания фитомассы. Поэтому данный вариант можно рассматривать как «контроль» без срезания.

Т а б л и ц а 11

Влияние частоты стравливания на химический состав пырейно-костровой растительности (по Евсееву, 1954)

Количество стравливаний	Время стравливания	Химический состав, %			
		протеин	белок	клетчатка	жир
Четыре	21.V	26,51	16,48	19,51	4,57
	23.VI	23,23	17,18	24,06	3,63
	13.VII	20,00	13,93	24,96	3,49
	10.X	18,35	13,05	20,20	5,07
Два	23.VI	12,09	8,52	32,42	1,82
	12.VIII	13,19	9,08	26,55	4,01
Одно	11.VIII	6,76	4,80	32,98	1,80

растения, удлиняет срок их вегетации и усиливает рост, увеличивая тем самым урожай зеленой массы. Например, подрезка верхушек побегов у подсолнечника увеличивала урожай зеленой массы на 26—40%, а удаление бутонов у люпина кормового увеличивало прирост органического вещества в четыре-пять раз (Гупало, 1969). Интересно, что положительный эффект (увеличение урожая плодов) дает и подрезка корней (Казарян, 1969).

В целом, обкусывая побеги растений, животные стимулируют побегообразование, способствуют их кущению, увеличивают продолжительность жизни растений, улучшают их состояние и продуктивность (Смелов, 1966). Например, по данным В. И. Евсеева (1954), при подтравливании люцерны образовывалось по 5,4 побега на одно растение, тогда как на нестравливавшемся участке было всего 1,9 побега; в результате подрезания точек роста стеблей житняка образовывалось 15,5 новых побегов, а без подрезания было только 0,75 побега. Особенно благоприятно воздействует отчуждение растительной массы на кустарники и полукустарники. Показано, что однократное отчуждение растительной массы у саксаула черного и белого, у солянки Палецкого значительно (почти в 2 раза) увеличивало число и длину побегов, а также кормовую массу растений по сравнению с нетронутыми растениями (табл. 12). Длительное (в течение 16 лет) стравливание овцами полыни бадхызской увеличило ее кормовую продуктивность до 15,5 ц/га вместо 3,2 ц/га при отсутствии стравливания, т. е. почти в 5 раз. Стравливание производственным стадом овец в течение лета, осени и зимы всего годовичного прироста веток толщиной до 0,5 см у элени малолистной увеличило кормовой запас с 16,2 до 37,0 ц/га, т. е. более чем в 2 раза (Приходько С. Я., Приходько М. Д., 1971).

Все это объясняет и положительное действие такого мероприятия по увеличению продуктивности пастбищной растительности как «подтравливание» (Евсеев, 1954), которое заключается в том, что травостой в период роста еще до начала его основного использования стравливается на 50% от запаса фитомассы. Это значительно увеличивает окончательный урожай растительности (табл. 13).

Отчуждение некоторой части растительной массы во многих случаях повышает устойчивость растений к неблагоприятным факторам (засуха, заморозки). Известно, что при чрезмерном разрастании вегетативной массы расход ассимилянтов на дыхание при наступлении неблагоприятных условий может превысить их синтез. Это особенно характерно для растений при наступлении засух, когда недостаток влаги ограничивает или полностью останавливает фотосинтез, а большая вегетативная масса обуславливает высокую интенсивность дыхания и транспирации. Возникающий в этом случае отрицательный баланс между фотосинтезом и дыханием может приводить к гибели

Т а б л и ц а 12

Влияние отчуждения надземной фитомассы у кустарников на их кормовую продуктивность (Приходько М. Д., 1972)

Показатель	Срезаемые растения			Контрольные растения		
	саксаул белый	саксаул черный	солянка Палецкого	саксаул белый	саксаул черный	солянка Палецкого
Высота растений, см	$\frac{300}{190}$	$\frac{360}{220}$	$\frac{240}{138}$	$\frac{300}{310}$	$\frac{350}{350}$	$\frac{245}{250}$
Длина однолетних побегов, см	$\frac{40}{87}$	$\frac{36}{106}$	$\frac{45}{85}$	$\frac{38}{45}$	$\frac{35}{40}$	$\frac{32}{40}$
Число однолетних побегов, шт.	$\frac{500}{1088}$	$\frac{1050}{1914}$	$\frac{300}{766}$	$\frac{500}{520}$	$\frac{930}{980}$	$\frac{300}{315}$
Кормовая масса с куста, кг	$\frac{2,9}{4,4}$	$\frac{5,8}{7,9}$	$\frac{1,9}{3,0}$	$\frac{—}{2,7}$	$\frac{—}{5,7}$	$\frac{—}{2,2}$

П р и м е ч а н и е. Срезалась вся растительная масса выше 80 см, в числителе — показатели год срезания (1966), в знаменателе — в последующий год (1967).

Т а б л и ц а 13

Влияние весеннего «подтравливания» на урожай растительности, ц/га (по Евсееву, 1954)

Тип пастбища	Урожай при «под- травливании»	Урожай без «под- травливания»
Типчаково-ковыльный	4,9	3,0
Ковыльно-типчаково-разнотравный	10,4	6,6
Луговые западины	41,4	32,2

растений (Куперман, Хитрозо, 1977). Такое явление, сопровождающееся гибелью или ослаблением растений, часто наблюдается в условиях аридных территорий. В этом случае частичное отчуждение фитомассы животными оказывает положительное действие, уменьшая расход на дыхание, снижая потребность в воде, и тем самым предотвращает гибель растений. По нашим наблюдениям, сильная засуха 1972 г. в полупустыне Северного Прикаспия (Джаныбекский стационар АН СССР) вызвала массовое отмирание доминирующих и наиболее приспособленных видов растений (черная полынь, ромашник тысячелистниковый, типчак) на заповедном участке (Оловянникова, 1976), тогда как на участках с постоянным выпасом производственного стада овец массового отмирания этих растений не было. Подобное явление отмечалось еще раньше И. К. Пачоским (1908) в степях Аскания-Нова (Украина). По его наблюдениям, пастбищные участки по сравнению с заповедными («защитными») в засушливые периоды «выглядят гораздо лучше (в смысле живой растительной массы), так как их более редкий растительный по-

кров, не расходуя такой массы влаги, как защитный участок, не выгорает так скоро» (с. 82).

И, наконец, можно говорить о механизмах сохранения продуктивности на уровне растительных сообществ. В этом случае в многовидовых растительных сообществах при уменьшении продуктивности наиболее поедаемых или плохо выносящих стравливание растений происходит увеличение продуктивности хорошо выносящих стравливание или непоедаемых, за счет чего может полностью компенсироваться снижение продукции угнетаемых видов. Как отмечает Т. А. Работнов (1973), «в этом проявляется очень важное свойство, определяющее устойчивость фитоценозов, способность компенсации снижения продуктивности одних растений, если оно не превышает определенного для данного ценоза и условий года уровня («уровня компенсации») путем увеличения продуктивности других растений в результате снижения конкуренции за свет, воду, элементы минерального питания» (с. 194). Нужно заметить, однако, что такая особенность растений часто имеет и отрицательные последствия с точки зрения кормовой ценности растительности, если она служит причиной разрастания непоедаемых видов растений.

Заканчивая характеристику прямого воздействия пастбищных животных на растительность, еще раз подчеркнем, что такое воздействие складывается из двух разных форм деятельности: из скусывания растений и их вытаптывания пасущимися животными. Действие этих форм проявляется по-разному (Работнов, 1974), но в значительной мере сводится в том и другом случае к отчуждению растительной массы. Разделить эти две формы воздействия удалось А. П. Шенникову и Р. П. Бологовской (1927) при изучении пастбищных изменений растительности на лугах. Для этого они огородили узкий участок пастбища таким образом, что коровы могли свободно кормиться травой на этом участке, но не могли на него заходить. Этот эксперимент показал, что стравливание без вытаптывания вызывает в растительности некоторые отрицательные изменения, тогда как совместное влияние стравливания и вытаптывания более благоприятно. В частности, в первом случае (по сравнению с последним) происходит некоторое разреживание травостоя (уменьшение числа побегов), снижается злаковость травостоя и уменьшается процент бобовых.

С той же целью, чтобы выявить отдельно влияние вытаптывания (скотобоя) на травы, В. Н. Евсеев (1954) осуществил прогон скота по пастбищу без стравливания. Опыт показал, что разные виды растений неодинаково реагируют на вытаптывание. Часть видов (овсяница бороздчатая, полынь белая) реагируют на умеренный скотобой увеличением числа растений, однако более интенсивный скотобой вызывает их уменьшение. Другие виды (ковыль-волосатик, тонконог изящный) при любом усилении скотобоя снижаются в численности, а затем совсем выпада-

ют. Часть растений (полынь австрийская, мятлик луковичный) при увеличении интенсивности скотобоя резко увеличиваются в числе. Таким образом, для них даже интенсивный скотобой оказывается благоприятным.

В целом, благодаря отмеченным выше свойствам растительность приобретает способность выносить отчуждение животными определенной части ее массы без снижения продуктивности. Более того, некоторое отчуждение растительной массы стимулирует жизненные процессы растений, способствует более полной мобилизации ресурсов питания и влаги и тем самым увеличивает первичную продуктивность. Следует заметить, что увеличение продуктивности в данном случае возможно только в пределах, обеспечиваемых ресурсами среды. Очевидно, такое увеличение под влиянием выпаса может происходить лишь в том случае, если при отсутствии выпаса создаются условия, препятствующие растениям полностью использовать эти ресурсы. Из сказанного можно заключить, что благодаря описанным механизмам растительность получает возможность, несмотря на значительный пресс растительноядных животных, создавать то количество продукции, которое обеспечивается ресурсами среды. Однако такой результат может быть достигнут только при строго определенной силе воздействия животных.

ДОПУСТИМЫЙ РАЗМЕР ОТЧУЖДЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ МАССЫ НА ПАСТБИЩАХ И ЕГО ОПРЕДЕЛЕНИЕ

Сохранение нормальной продуктивности растительного покрова возможно лишь при ограниченном отчуждении фитомассы. Определение этого уровня, т. е. такого допустимого отчуждения растительной массы, при котором состояние и продуктивность растительного покрова не ухудшается, требует оценки продуктивности растительности при разных размерах отчуждения. Совершенно очевидно, что при такой оценке должна учитываться вся фитомасса, произведенная растительностью: как оставшаяся на корню, так и потребленная (отчужденная) животными. Между тем в подавляющем большинстве исследований, посвященных влиянию выпаса животных на пастбищную растительность, оценка продуктивности производится по состоянию той растительности, которая находится на корню в момент исследования. Естественно, что такие исследования часто приводят к неправильным выводам об истинной продуктивности пастбищной растительности и искажению роли животных в первичной продуктивности. В. В. Кучерук (1963) впервые показал на примере пастбищ Монголии, что та неучитываемая масса растений, которая потребляется, например, только полевкой Брандта в годы ее массового размножения, составляет 150—200% от массы, находящейся на корню, или 75% от общей надземной продукции. Следовательно, недоучет такой массы иска-

жает оценку продуктивности пастбищ на 75%. То же, очевидно, относится и к пастбищам, на которых выпасаются сельскохозяйственные животные¹.

На эту же особенность оценки продуктивности пастбищной растительности обращает внимание Ю. Одум (1975), отмечая, что «на богатом пастбище, выедаемом скотом, урожай травы на корню, очевидно, будет гораздо меньше, чем на менее продуктивном пастбище, на котором в период исследования не выгоняли скот» (с. 61). То же имеет в виду и И. И. Гранитов (1964, 1967), когда пишет, что нельзя говорить о снижении продуктивности растительности даже сильно стравливаемых пастбищ, если эта растительность продолжает обеспечивать кормом не меньшее, а иногда даже большее число голов скота.

К сказанному необходимо добавить, что при определении величины отчуждения нужно учитывать не только непосредственно потребленную животными часть растительности, но и тот отпад растений, который представляют кормовые остатки (отчужденные, но несъеденные части растений), в том числе и фитомасса, отторженная при вытаптывании растительности животными. По имеющимся в настоящее время данным, кормовые остатки различных животных составляют значительную величину, сопоставимую с непосредственным потреблением, или даже превышающую его. Особенно много кормовых остатков образуют разные виды грызунов. Так, у полевок в тундре (лемминги, полевки Миддендорфа и экономка) кормовые остатки составляют по весу около 80% от общей величины отчуждения (Токмакова, 1975, 1976). По нашим данным, на долю кормовых остатков у малого суслика приходится около 50—60% общей величины отчуждения. Велика доля кормовых остатков и у сельскохозяйственных животных. Мы попытались определить эту величину, воспользовавшись данными Шенникова и Бологовской (1927) по накоплению мертвых растительных остатков на луговом пастбище (Вологодская обл.). Однородное по растительности пастбище было разделено этими авторами на два участка, один из которых был искусственно изолирован от пастбы скота, другой оставался многолетним пастбищем с постоянным выпасом стада коров. Исходно перед началом эксперимента количество мертвых растительных остатков на том и другом участке составляло одинаковую величину (по 1000 кг/га). Через два ме-

¹ Указанная погрешность в значительной мере исключается при так называемом «зоотехническом» методе учета продуктивности пастбищ, распространенном в практике пастбищного хозяйства (Ларин, 1969). В этом случае продукция растительности рассчитывается на основании фактической продуктивности животных, выпасаемых на данном пастбище. Аналогичный метод применяется и в научных исследованиях, когда количество потребленного корма рассчитывается на основании данных энергетического баланса популяции изучаемых животных (Golley, 1967; Ryskowski, Petrusiewicz, 1967). Однако недостаток данных методов в том, что они не учитывают ту часть отчуждения, которая приходится на кормовые остатки.

сяца пастбы коров мертвых растительных остатков на пастбищном участке стало на 500 кг/га больше, чем на изолированном. Очевидно, эта величина как раз отражает искомое количество кормовых остатков, образуемых скотом. Исходя из того, что за это время было непосредственно съедено пасущимся скотом, по данным авторов, около 1600 кг/га растительной массы, можно заключить, что кормовые остатки составили 30% от этой величины или 25% общей величины отчуждения. По другим данным, на пастбищах штата Монтана (США) отпад растительной массы за счет вытаптывания овцами составляет 50%, коровами — 26—55% от общей величины отчуждения (Lausock, Hagniss, 1974).

Из сказанного видно, что правильное определение величины отчуждения растительной массы требует обязательного учета кормовых остатков. В целом, лишь зная общие величины отчуждения и урожай растительности на корню, можно судить об истинной продуктивности пастбищной растительности и оценивать ее реакцию на отчуждение массы. При изучении устойчивости растительности к отчуждению можно пользоваться и искусственным удалением той или иной массы, имитируя этим стравливание животными. Таким путем можно в эксперименте задавать разную степень отчуждения фитомассы и изучать влияние пастбы различной напряженности.

Все изложенные требования были учтены нами при изучении реакции растительного покрова на стравливание малым сусликом в полупустыне Северного Прикаспия (Джаныбекский стационар АН СССР) и степным сурком в степях Украины (филиал заповедника «Стрельцовская степь» Ворошиловградской обл.)¹. В полупустыне Прикаспия, где численность малого суслика в годы исследования достигала 70 особей на 1 га (Абатуров, Кузнецов, 1976), сусликами отчуждается, по нашим данным, около 20% годовичного урожая растительности. На двух одинаковых участках, один из которых был изолирован от сусликов сеткой, а на другом продолжалось естественное использование растительности сусликами, продукция надземной растительной массы оказалась практически одинаковой (табл. 14). Эти данные показывают, что изъятие сусликами растительной массы в указанных выше размерах не снижает продуктивности растительного покрова. Следует добавить к сказанному, что растительность отдельных ассоциаций, из которых складывается комплексный растительный покров данной территории, постоянно испытывает без ущерба для себя гораздо большее трофическое влияние сусликов, которые изымают, например, в разнотравно-злаковых ассоциациях 50% надземной продукции растений.

Сурки, в отличие от сусликов, в рассматриваемых условиях не оставляют кормовых остатков. Характерно, что летом в пе-

¹ Материалы по степному сурку собраны Т. А. Середневой.

Таблица 14

Влияние сусликов (*Citellus pygmaeus* Pall.) на продуктивность растительности (урожай, кг/га) в полупустыне Северного Прикаспия

Год исследования	Растительность на доступных сусликам участках					Растительность на изолированных от животных участках
	урожай на корню	съедено сусликами	кормовые остатки	весь урожай	отчуждение сусликами, % ко всему урожаю	
1971	910	150	—	1060	—	1150
1972	410	80	50	540	24	590
1973	1630	70	120	1820	10	1940

Примечание. В 1971 г. учет кормовых остатков не производился.

Таблица 15

Влияние сурков (*Marmota bobak* Müll.) на продуктивность степной растительности (урожай, г/м²*) (Ворошиловградская обл. Украинской ССР)

Год исследования	Местоположение	Растительность на доступных суркам участках				Растительность на изолированных участках
		урожай на корню	съедено сурками	весь урожай	отчуждение сурками, % ко всему урожаю	
1974	Заповедник	162	41	203	20	204
	Пастбище крупного рогатого скота	147	51	198	26	197
1975	Заповедник	92	44	136	31	140
	Пастбище крупного рогатого скота	61	48	109	44	80

* В пределах кормовых участков сурков.

риод вегетации растительности они осваивают лишь часть занятой ими территории (около 4—12%). За активный период года ими отчуждается в пределах кормовых участков от 20 до 44% урожая растительности (табл. 15), что в пересчете на всю территорию составляет всего 1—3%. Сравнение величин надземной части растительной продукции на изолированных от сурков участках и на участках с постоянно используемой сурками растительностью показывает, что продуктивность растительности в том и другом случае почти одинакова, а в некоторых случаях при использовании сурками даже увеличивается. Следовательно, и в этом случае отчуждение сурками растительной массы в указанных пределах не наносит ущерба ее продуктивности.

Аналогичные данные получены В. А. Давыдовым и В. П. Коробейниковой (1974а, б) в эксперименте по стравливанию луговой растительности полевками. Однократное отчуждение полевками до 57% надземной фитомассы на экспериментальных участках не только не снижало продуктивности растительности, но даже ее увеличивало.

Таким образом, в обоих случаях продуктивность растительного покрова при отчуждении фитомассы в том объеме, который свойствен данным животным, не меняется, устанавливаясь на уровне нестравливаемой растительности, или даже увеличивается. Можно, однако, возразить, что возрастание продуктивности, которого следовало бы ожидать при исключении воздействия животных, не успело произойти в первый год изоляции, поскольку для восстановления высокой продуктивности ранее угнетаемой растительности необходимо более длительное время. Очевидно, о реакции растительности следует судить или по результатам многолетнего эксперимента, или проводить эксперимент в сравнении с продуктивностью такой растительности, которая формируется в условиях длительного заповедного режима. Материалы следующего эксперимента рисуют более сложную картину реакции растительности на отчуждение и могут служить ответом на данное замечание.

Опыт заключался в искусственном отчуждении (срезании) растительной массы в степных сообществах, различающихся по составу слагающих их видов и режиму хозяйственного использования¹. Для этого были выбраны два участка одной и той же территории: в условиях заповедного режима, где растительность уже давно практически не испытывает влияния растительноядных млекопитающих, в том числе сурков, избегающих селиться на абсолютно-заповедной целине, и за пределами заповедника на участке с постоянным многолетним выпасом крупного рогатого скота. В ходе опытов растительность срезалась в течение всего вегетационного периода с частотой 1 раз в месяц. Количество отчуждаемой массы в разных вариантах опыта было неодинаковым.

Результаты опытов на двух отмеченных участках оказались прямо противоположными (табл. 16). Если на заповедном участке даже относительно незначительное отчуждение растительной массы (по 30% за однократное срезание) привело к значительному (на 48%) уменьшению надземной растительной продукции, то на пастбищном участке даже значительное отчуждение (до 70%) привело к весьма заметному увеличению растительной продукции (на 40—74%) по сравнению с контролем. Следует подчеркнуть, что такое же и даже большее по величине отчуждение растительной массы на пастбище производится пасущимися животными ежегодно и, следовательно, свойственно дан-

¹ Работа выполнена Т. А. Середневой.

Таблица 16

Изменение продуктивности растительного покрова под влиянием многократного срезания на участках с пастбищным и заповедным режимом использования (1975 г., Ворошиловградская обл.)

Режим использования участка	Размер однократного отчуждения, % от массы на корню	Срезано за 4 раза		Остаток на корню г/м ²	Общая масса при срезании, г/м ²	Контроль (без срезания) общая масса, г/м ²	Разница между срезанием и контролем	
		г/м ²	% от общей массы				г/м ²	% к контролю
Пастбище	30	60	49	63	123	88	35	40
»	50	101	66	52	153	88	65	74
»	70	144	76	45	189	109	80	73
Заповедник	30	50	64	28	78	149	—71	—48

ному пастбищному участку. Это заранее снимает предположение, что отмеченное увеличение продуктивности носит лишь временный характер и должно смениться последующим ухудшением, связанным с эффектом последствия отчуждения.

Таким образом, как отчуждение растительной массы в условиях длительного заповедного режима, так и прекращение использования растительности фитофагами в условиях постоянного пастбищного использования приводит к резкому уменьшению продуктивности характерного для каждого случая растительного сообщества. И, наоборот, изоляция от стравливания в условиях заповедного режима и постоянное отчуждение части растительности в условиях пастбищного использования обеспечивает ее максимальную продуктивность. Характерно, что максимальная продукция, которая создается растительностью как в условиях заповедника при отсутствии отчуждения растительной массы, так и на пастбище в случае постоянного изъятия растительной продукции, оказалась практически одинаковой. Очевидно, при оптимальном для каждого случая режиме воздействия растительность получает возможность максимально использовать одинаковые здесь ресурсы среды, создавая тем самым одинаковую по величине продукцию.

Результаты этого опыта показывают, что у растительности, сформировавшейся в условиях постоянного пастбищного воздействия, отчуждение определенной части продукции не только не снижает продуктивность, но даже необходимо для поддержания ее высокого уровня. И, наоборот, растительные сообщества, не приспособленные к воздействию пастбищных животных, уменьшают продуктивность даже при незначительном отчуждении растительной массы. Различные растительные сообщества, сформировавшиеся в соответствии с режимом их использования, в одинаковых местообитаниях создают одинаковую продукцию.

Сказанное позволяет заключить, что устойчивость пастбищной растительности к отчуждению (стравливанию) меняется в

Т а б л и ц а 17

**Зависимость урожая растительности в пустыне
Каракум от интенсивности стравливания после
четырёхлетнего использования пастбищ
(Нечаева, 1954)**

Интенсивность использования	Урожай растительности, кг/га
Минимальная	248
Средняя	268
Максимальная	203
Заповедник (контроль)	205

П р и м е ч а н и е. Размер отчуждения при минимальном использовании — 54%, при среднем — 67%, при максимальном — 75% от надземной массы.

соответствии с изменением режима (силы) использования и связанным с ним изменением видового состава растительности. Следовательно, говоря об устойчивости растительности к отчуждению, нужно учитывать и прежний режим ее использования, определяющий присущий ему видовой состав растений. Достижение максимальной первичной продуктивности возможно лишь при соответствии режима использования растительности и ее устойчивости к отчуждению: при высокой устойчивости должно быть интенсивным использование и наоборот. Говоря о максимальной устойчивости пастбищного растительного покрова к отчуждению, нужно подразумевать ту максимальную величину отчуждения, которую способен выдерживать без снижения продуктивности наиболее устойчивый в данном пастбищном ряду тип растительности.

В настоящее время получено относительно немного достаточно точных данных, характеризующих допустимую величину отчуждения. Согласно многолетним опытам Н. Т. Нечаевой (1954), в которых применялась разная интенсивность стравливания пустынной растительности (Каракумы) овцами, оптимальной оказалась такая пастбищная нагрузка, при которой отчуждается 67% надземной растительной массы (табл. 17).

Нужно отметить при этом, что чередование стравливания в различные сроки (фазы вегетации растений) вызывало разную реакцию растений, в том числе и снижение продуктивности (табл. 18). Наибольшая продуктивность и лучшая кормовая ценность получена при чередовании всех сезонов года, а также при стравливании только в летнее время. Правда, в последнем случае ухудшался в кормовом отношении видовой состав растительности.

К таким же выводам пришли Гаевская и Краснополин (1956, 1957) на основании сходных опытов по стравливанию овцами полынно-эфемеровой и мятликово-ковыльно-осоковой раститель-

Таблица 18

Зависимость урожая растительности в пустыне Каракум от интенсивности и сроков стравливания овцами (по Нечаевой, 1954)

Интенсивность стравливания	Сроки стравливания и урожай растительности (кг/га, среднее за 4 года)							
	чередование всех сезонов года	чередование осеннего и зимнего	чередование весеннего и летнего	двукратное весной	однократное ранней весной	однократное поздней весной	летом	осенью
Минимальная (54%)	303	265	237	91	113	178	335	258
Средняя (67%)	304	242	215	135	146	147	320	230
Максимальная (75%)	247	190	200	103	80	127	315	207
Заповедник (контроль)	205	205	205	205	205	205	205	205

ности на пастбищах предгорной полупустыни в Узбекистане. По их данным, полное стравливание (100%) весной в течение 4 лет значительно уменьшает урожай поедаемых растений и увеличивает (на 300%) урожай непоедаемых. Умеренное стравливание (67—75%) в течение трех лет увеличивает урожай полынно-эфемерово́й растительности (в первый год на 113%, во второй на 117%, в третий на 126%), но на четвертый год несколько уменьшает по сравнению с растительностью контрольного участка, на котором стравливание было полностью исключено.

Многолетние опыты по срезанию растительности, имитирующему стравливание, были проведены в полупустыне Северного Прикаспия Т. К. Гордеевой и И. В. Лариным (1965). Срезалась вся растительная масса на высоте 3 см по поверхности, что соответствует, по словам авторов, отчуждению 70% урожая надземной массы растений (Каменецкая, Гордеева, Ларин, 1955). Материалы опытов показывают, что данный размер отчуждения не вызывает закономерных изменений продуктивности исследуемых растительных ассоциаций (табл. 19), хотя сами авторы и приходят к заключению об ухудшении продуктивности. Можно отметить лишь ее тенденцию к некоторому снижению при частых срезах. Очевидно, частое отчуждение такой значительной массы (по 70%) в период вегетации следует признать для данных условий чрезмерным¹.

Согласно опытам С. Г. Токмаковой (1975), по стравливанию травянистой растительности тундр мышевидными грызунами, отчуждение ими до 30% надземной массы сопровождается пол-

¹ Вызывает удивление устойчивость к срезанию у черной полыни. Срезание на высоте 3 см означает для этого полукустарничка, по-видимому, полное удаление всей фотосинтезирующей и основной части многолетней массы. Снижение продуктивности оказалось не столь уж значительным для такого воздействия (20—40%).

Таблица 19

Влияние числа и сроков срезания на текущий и последующий урожай растительности (ц/га) в полупустыне Северного Прикаспия (По Гордеевой, Ларину, 1965)

Ассоциация	1951 г.				1952 г.			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV
Типчаково-гребне-видножитняковая	9,5	8,3	8,6	7,5	11,9	8,1	16,5	16,4
Тырсово-ковыльная	10,2	13,8	9,4	10,1	10,9	9,2	16,3	17,4
Ковыльно-люцерновая	11,9	9,8	8,8	14,4	12,4	14,5	25,0	23,6
Чернополынная	4,9	—	5,7	10,5	8,3	—	5,6	12,2

Ассоциация	1953 г			
	I	II	III	IV
Типчаково-гребне-видножитняковая	5,1	7,1	10,0	7,0
Тырсово-ковыльная	6,7	10,0	10,4	9,7
Ковыльно-люцерновая	6,4	9,6	8,7	9,0
Чернополынная	5,3	—	3,6	6,6

Примечание. Римскими цифрами обозначены следующие варианты опыта: I — три срезания: первое в фазе кущения злаков—побегообразования разнотравья; II — два-три срезания: первое в фазе колошения — бутонизации; III — два срезания: первое в фазе цветения; IV — одно срезание в фазе плодоношения. В последнем варианте срезание производилось после окончания роста растений, поэтому данный вариант можно рассматривать как «контроль».

ным восстановлением утраченной массы к осени, а при отчуждении 50% продуктивность на будущий год остается на прежнем уровне.

Многие данные касаются устойчивости к отчуждению отдельных видов растений. Так, по материалам американских исследователей, допустимое отчуждение для пастбищных травянистых видов растений в штате Невада достигает 80% и в большинстве случаев колеблется от 40 до 70% (табл. 20). Очевидно, и фитоценозы, слагаемые этими видами, обладают такой же устойчивостью к отчуждению.

Лесные кустарники, служащие кормом многих растительноядных млекопитающих (лоси, косули, олени), в том числе и сельскохозяйственных животных, выносят отчуждение в разное время года до 75% годовичного прироста листьев или побегов. Например, у лесного кустарника *Ceanothus sanguineus* ежегодное в течение 6 лет удаление весной и осенью 75% прироста однолетних побегов лишь незначительно снижало продуктивность растения. Однако летнее удаление даже 50% прироста вызывало их значительное угнетение. Ежегодное осеннее удаление в течение 6 лет 100% годовичного прироста побегов кустарников *Amelanchior alnifolia*, *Rosa jonesii*, *Lonicera utahensis* также почти не снижало продуктивность растений, в то же время удаление даже 75% годовичного прироста побегов весной или летом оказывалось

Т а б л и ц а 20

Размер допустимого отчуждения (%) травянистых растений
в штате Невада (США) (цит. по Браун, 1957)

Растение	Крупный рогатый скот			Овцы		
	лето	весна, осень	зима	лето	весна, осень	зима
<i>Agropyron smithii</i>	70	60	65	50	45	55
<i>A. spicatum</i>	80	70	70	50	40	65
<i>Agrostis</i> spp.	75	70	70	40	35	45
<i>Aristida longiseta</i>	60	35	25	40	10	20
<i>Bouteloua curtipendula</i>	70	65	70	50	40	50
<i>B. gracilis</i>	80	70	80	50	40	15
<i>Bromus carinatus</i>	75	75	75	35	45	45
<i>B. inermis</i>	80	80	70	40	35	40
<i>Büchloe dactyloides</i>	75	75	75	70	70	70
<i>Calamagrostis canadensis</i>	40	60	—	20	30	—

чрезмерным (Young, Payne, 1948). Учитывая неодинаковую реакцию растений на отчуждение массы в разные сезоны года, авторы считают наиболее предпочтительным отчуждение 60—65% годовичного прироста побегов этих растений. Сходные величины допустимого изъятия прироста побегов установлены и для других кустарников (США, штат Аризона): *Seratocarpus breviflorus*, *Ceanothus greggii*, *Covania mexicana* (Neff, 1964).

У тундровых кустарников (ивы мохнатая, филиколистная, сизая, береза карликовая) отчуждение 25—30% листьев в начале лета безвредно для растений: к осени утраченная масса полностью восстанавливается, не наблюдается снижения продукции и в следующем году (Вахтина, 1964; Аврамчик, 1939).

Резко отличаются от всего изложенного результаты опытов с растительностью Курской луговой степи (Злотин, Ходашова, 1974; Злотин, 1975). Согласно этим опытам, даже небольшое отчуждение растительной массы животными приводит к таким значительным нарушениям продукционного процесса, в результате которых существенно снижается общее количество создаваемой продукции. Например, Р. И. Злотин (1975) в эксперименте по раздельному использованию растительности различными животными показал, что непосредственное использование в пищу всего лишь 0,6% надземной части продукции грызунами уменьшает ее количество на 12% (табл. 21). Следовательно, продуктивность в этом случае снизилась на 11,4%, а потери продукции за счет снижения продуктивности составили 95% от общих потерь, включающих и потребление растительности в пищу. То же наблюдается и при воздействии других животных: насекомые использовали в пищу 2,5% надземной продукции, а

Т а б л и ц а 21

**Влияние фитофагов на первичную продукцию надземной массы
лугово-степного пастбища в Центрально-Черноземном заповеднике
Курской обл. (Злотин, 1975)**

Показатель	Насекомые	Грызуны	Скот	Всего
Общие потери продукции:				
г/м ²	96	80	160	336
%	14,6	12,0	24,6	51,2
в том числе:				
использовано в пищу: г/м ²	17	4	80	
%	17	5	50	
снижение продуктивности: г/м ²	79	76	80	
%	83	95	50	
Использовано в пищу от полной про- дукции, %	2,5	0,6	12,2	15,3

общие потери составили 14,6%, т. е. продуктивность снизилась на 12,1%, потери же за счет снижения продуктивности составили 83% от общих потерь; домашние животные использовали в пищу 12,2%, общие потери — 24,6%, снижение продуктивности — 12,4%, доля потерь за счет снижения продуктивности — 50%. Трудно представить, чтобы такие незначительные величины непосредственного отчуждения (0,6—12,2%) могли стать причиной заметного снижения продуктивности. Можно было бы предположить, что причина кроется в низкой устойчивости изучаемой растительности к отчуждению, поскольку она формировалась в условиях заповедника. Однако, по словам автора, работа проводилась хотя и в пределах заповедника, но на участке многолетнего пастбища. Может быть, данный результат связан с недоучетом той части отчужденной продукции, которая теряется в виде кормовых остатков животных?

В целом, следует отметить, что имеющихся в настоящее время экспериментальных материалов еще недостаточно, чтобы делать окончательные выводы о допустимом изъятии в различных природных условиях. Некоторые из имеющихся данных противоречивы, другие недостаточно точны и касаются иных вопросов (частота стравливания, сохранение кормовой ценности растительности, полное восстановление утраченной массы и т. д.). Безусловно, необходимо и дальше продолжать исследования в данном направлении, но с учетом тех возросших требований к постановке экспериментов, которые свойственны современным исследованиям биологической продуктивности.

Тем не менее на основании этих материалов в настоящее время уже можно оценить с некоторым приближением общие пределы устойчивости пастбищного растительного покрова к от-

отчуждению фитомассы, в том числе примерные величины допустимого изъятия живой массы растений. Считается, что та часть валового урожая растительности, которую можно без ущерба изымать, неодинакова в разных природных условиях. В тундре и лесотундре она должна быть меньше валового урожая растительности (надземной продукции) в 3—4 раза, в лесной зоне — в 1,3—1,5, в лесостепи — 1,5—1,8, в степи и полупустыне — в 1,8—2,0, в пустыне — в 2,0—2,5 раза (Ларин, 1971). Следовательно, допустимая величина изъятия составляет по этим зонам соответственно 25—30%, 65—75%, 55—65, 50—55, 40—50% урожая надземной массы. На пастбищах Соединенных Штатов Америки принято использовать половину урожая растительности. Считается, что изъятие здесь не более 50% травостоя гарантирует устойчивое состояние продуктивности растительности (Арчер, Банч, 1955). Специальными экспериментами, изложенными выше, показано, что в условиях пустынь и полупустынь Средней Азии можно изымать без ущерба для кормовой продуктивности пастбищной растительности около 60—70% урожая растений (Нечаева, 1954, 1976; Гаевская, 1971). Многие эксперименты, отмеченные выше, показывают также, что такие же величины допустимого изъятия (60—70%) свойственны разнотравно-злаковой растительности лугов и многим лесным кустарникам (см. Браун, 1957; Young, Payne, 1948; Neff, 1964, и др.). По-видимому, несколько меньшие величины допустимого изъятия характерны для тундровых растительных сообществ. Как уже указывалось, кустарники здесь выносят отчуждение не более 30% листьев (Вахтина, 1964), травянистая растительность — 30—50% (Токмакова, 1975). Очевидно, короткий вегетационный период, свойственный тундровым сообществам, не позволяет растениям компенсировать тот ущерб, который наносится при более высоком уровне отчуждения фитомассы.

Таким образом, почти все имеющиеся данные более или менее согласно свидетельствуют, что в большинстве природных сообществ растительный покров способен выносить без ущерба своей как текущей, так и последующей продуктивности удаление 60—70% годичной продукции надземной массы. Следует добавить к сказанному, что уровень выносливости растительного покрова, как отмечалось выше, меняется вместе с изменением видового состава растений и устанавливается в соответствии с уровнем пастбищной нагрузки. Указанная величина допустимого изъятия (60—70%), представляет собой, очевидно, тот предельный уровень изъятия, при котором пастбищная растительность способна сохранять максимальную продуктивность при условии соответствующего изменения видового состава. По-видимому, при более высоком изъятии или формируются сообщества непоедаемых животными растений, или продуктивность растительного покрова снижается, растительность деградирует.

КОСВЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ПЕРВИЧНУЮ ПРОДУКТИВНОСТЬ

Помимо прямого воздействия животных на первичную продуктивность большое значение может иметь и опосредованное влияние, действующее через изменение условий окружающей среды. Сюда относятся различные формы механической и химической деятельности животных, вызывающие изменение микроклимата окружающей среды и плодородия почв.

Среди механических форм деятельности наиболее распространено удаление или разреживание животными растительного полога, приводящее к изменению микроклимата в экосистеме, а также воздействие на почвы путем вытаптывания и роющей деятельности, вызывающее изменение плодородия почв.

Удаление или разреживание растительного полога при стравливании растений животными сопровождается значительными изменениями микроклимата в растительных сообществах (освещенности, температуры, влажности). Нужно отметить, прежде всего, что при отсутствии стравливания обычно происходит чрезмерное разрастание растительного полога и накопление большого количества мертвых растительных остатков (ветоши, опада, подстилки). Так, например, в степях Украины в условиях заповедного режима мертвой растительной органики накапливается в 90 раз больше, чем на пастбищных участках (55,4 ц/га вместо 0,6 ц/га на пастбищах, Быстрицкая, Осычнюк, 1975).

Аналогичное соотношение отмечается при сравнении запасов мертвых остатков в условиях заповедного режима с сенокосным. Например, в Курских луговых степях накопление мертвых остатков в разные сезоны года на заповедных участках составляет 58—94 ц/га, тогда как на сенокосных — 13—14 ц/га (Семенова-Тян-Шанская, 1977). Мертвые растительные остатки оказывают большое и многообразное воздействие на среду, что в конечном итоге сказывается на особенностях растительного покрова и его продуктивности. Средообразующая роль этого фактора подробно охарактеризована А. М. Семеновой-Тян-Шанской (1977), поэтому отметим лишь наиболее общие черты этой роли.

Прежде всего наличие слоя подстилки и ветоши значительно меняет термический режим и освещенность внутри травостоя. Заповедные травостои с мощным слоем ветоши и подстилки характеризуются слабым прогреванием и более низкими температурами деятельного слоя воздуха и почвы в период вегетации растений, что связано с теплоизоляционными свойствами ветоши и подстилки и меньшим количеством солнечной радиации, проникновению которой внутрь травостоя препятствует мертвая растительность (ветошь) (Афанасьева, 1966; Семенова-Тян-Шанская, 1977). Это неблагоприятно отражается на характере развития растений, сроках наступления фенологических фаз и других особенностях растительного покрова. По словам А. М. Семеновой-Тян-Шанской (1977), в Курской луговой степи на запо-

ведных участках, для которых всегда свойственно большое количество мертвых растительных остатков, «начало развития растений и нарастание их зеленой массы запаздывает по сравнению со скашиваемыми. Кроме того, само цветение растений на участках без сенокосения проходит менее интенсивно, что связано с уменьшением образования генеративных побегов и снижением процента генеративности» (с. 70). В Стрельцовском участке Луганского заповедника (Ворошиловградская обл.), по наблюдениям Т. А. Середневой, основная масса растений при наличии мощного слоя ветоши в условиях абсолютно-заповедного режима начинает вегетировать весной иногда почти на 30 дней позднее, чем на пастбищных участках, где количество ветоши незначительно. Интересно, что для типичных обитателей таких степей — сурков — это явление служит причиной бескормицы в наиболее напряженный весенний период и непригодности территории с абсолютно-заповедным режимом для их обитания (Абеленцев, 1971; Середнева, Незговорев, 1977а).

Считается, что подстилка и ветошь способствуют увеличению запасов влаги в почве, связанному с более интенсивным накоплением снега зимой, ограничением поверхностного стока, уменьшением физического испарения воды из почвы и т. д. Более детальные исследования, однако, показали, что роль мертвых растительных остатков в водном режиме почв на самом деле более сложна и не столь однозначна. Прежде всего, очевидно, преувеличены представления об участии подстилки в накоплении и сохранении влаги в почве. По данным Е. А. Афанасьевой (1966), относящимся к Курской луговой степи, наличие мощного слоя подстилки не обязательно сопровождается увеличением влажности находящейся под ней почвы. Во-первых, весной верхние горизонты почв увлажнены максимально как при наличии подстилки, так и при ее отсутствии, т. е. содержат то предельное количество воды, которое способна удержать почва (влажность, соответствующая наименьшей влагоемкости)¹. Следовательно, и в том, и в другом случае влажность верхних горизонтов почвы оказывается одинаковой. Во-вторых, самый верхний слой почвы, наиболее насыщенный корнями, быстро иссушается растениями до влажности, при которой прерываются капиллярные связи в почве (влажность разрыва капиллярных связей), в результате чего останавливается подток влаги к поверхности и прекращается физическое (непродуктивное) испарение воды из почвы, прежде всего, из ее глубоких слоев. Это опять же происходит независимо от наличия слоя подстилки. Такой характер поведения воды в почве — закономерное явление, свойственное различным почвам (Роде, 1965). Далее, по представлениям Афанасьевой (1966) и Семеновой-Тян-Шанской (1977), ветошь и

¹ Излишек воды просачивается в более глубокие горизонты. Почва при наличии мертвых растительных остатков иногда увлажняется глубже (Афанасьева, 1966).

подстилка перехватывают влагу летних дождей, уменьшая ее поступление в почву, и тем самым снижают влагообеспеченность ее поверхностных горизонтов. Вместе с тем на участках, где отсутствуют мертвые остатки, почва увлажняется интенсивнее и глубже, пополнение запасов воды оказывается более эффективным.

И, наконец, по нашему мнению, мертвые растительные остатки удерживают в себе в связанном состоянии большое количество элементов минерального питания и тем самым исключают их из биологического круговорота. В частности, согласно, данным Е. А. Афанасьевой (1966), материал степного войлока содержит в себе 0,91—1,69% азота и 7,26—10,23% зольных веществ. Легко определить, что при том постоянном запасе мертвых растительных остатков, который свойствен, например, заповедным участкам Курской луговой степи (58—94 ц/га), в них постоянно удерживается и, следовательно, теряется для биологического круговорота около 50—160 кг/га подвижных форм азота и 400—950 кг/га подвижных минеральных веществ. За счет этого, очевидно, значительно уменьшается емкость биологического круговорота в этих экосистемах.

Деятельность животных-фитофагов противостоит накоплению мертвых растительных остатков и всем сопутствующим ему явлениям. Удаляя при пастбищном использовании значительную часть фитомассы, животные предотвращают образование ветоши и подстилки, а, следовательно, не дают проявиться всем отмеченным факторам. Прежде всего, они перерабатывают основную часть растительной массы и, как будет показано ниже, освобождают содержащиеся в ней элементы минерального питания растений, вновь возвращая их в биологический круговорот. Важно отметить, что данное явление характерно лишь для такого типа использования растительности (для пастбищного), при котором почти весь отчуждаемый растительный материал возвращается в переработанном виде в окружающую среду. При других способах хозяйственного использования, например, при сенокосении питательные вещества выносятся за пределы данной экосистемы, что, как известно, ведет к обеднению почвы элементами минерального питания и уменьшению ее плодородия.

Умеренное удаление или разреживание травяного полога в результате пастбы животных и связанное с этим снижение массы подстилки и ветоши улучшает все показатели радиационного баланса и в целом микроклимата внутри травостоя. В этом случае верхние слои почв и приземная часть воздуха лучше прогреваются, увеличивается количество проникающего в травяной ярус света. Благодаря этому растительность находится здесь в наиболее благоприятных условиях освещения и температурного режима, что отражается на более ранних сроках роста и развития растений (Афанасьева, 1966; Семенова-Тян-Шанская, 1977). Вместе с тем чрезмерное оголение поверхности почв может вы-

зывать и отрицательные последствия, обуславливая сильное нагревание и иссушение поверхности почв. Например, по данным А. А. Горшковой (1973), поверхность почвы на сбитых пастбищах в Забайкалье нагревается на 20° сильнее, чем на участках с нестравливаемой растительностью. Однако приведенные А. А. Горшковой материалы по влажности почвы не подтверждают заметного снижения запасов влаги, которое, по мнению данного автора, происходит в результате более сильного испарения с поверхности таких почв. Мы уже отмечали выше, что удаление мертвых остатков может и не уменьшать запасов влаги в почве. Более того, как показали исследования, влажность почвы в таких условиях бывает даже выше из-за медленного расхода влаги стравливаемой растительностью (Афанасьева, 1966; Злотин, Ходашова, 1974), что обычно служит причиной более длительной вегетации растений.

В результате отмеченных изменений микроклимата, прежде всего из-за температурных изменений среды, происходит значительная ксерофитизация растительного покрова на пастбищах (Пачоский, 1917; Горшкова, 1973; Быстрицкая, Осычнюк, 1975; Семенова-Тян-Шанская, 1977). В целом, можно, очевидно, заключить, что животные-фитофаги, разреживая растительный полог и уменьшая запасы ветоши и подстилки, могут улучшить условия обитания растений, повысить продуктивность растительного покрова. Вместе с тем полное уничтожение ветоши и подстилки при чрезмерных пастбищных нагрузках вызывает нежелательные изменения среды, создавая более жесткие микроклиматические условия для роста и развития растений.

Большое влияние на продуктивность пастбищ оказывает вытапывание (выбивание) почв. Эта форма деятельности свойственна, главным образом, копытным и в настоящее время особенно ощутима при выпасе домашних животных. Умеренное вытапывание оказывается благоприятным для почвенного и растительного покрова, вызывая разрушение растительного войлока, разрыхление верхнего слоя почвы, заделку в нее семян. В результате этого на местах выпаса домашних животных в песчаных пустынях Туркмении значительно (почти в 4 раза) увеличивается число всходов растений (Нечаева, 1954).

И, наоборот, чрезмерное вытапывание оказывается губительным для растительности и почв. Разбивание копытами первоначально закрепленных песков или легких почв служит причиной их развеивания и деградации растительности. На тяжелых почвах сильное вытапывание действует по-иному: почвы заметно уплотняются на глубину до 5 см. В некоторых случаях объемный вес этого слоя почвы увеличивается на 0,2—0,3 г/см², а порозность снижается на 8—12%. Незначительное уплотнение прослеживается иногда до глубины 30 см (Герцык, 1955).

Механическое воздействие копыт может вызвать разрушение структурных агрегатов почвы и ее распыление. По этой причине

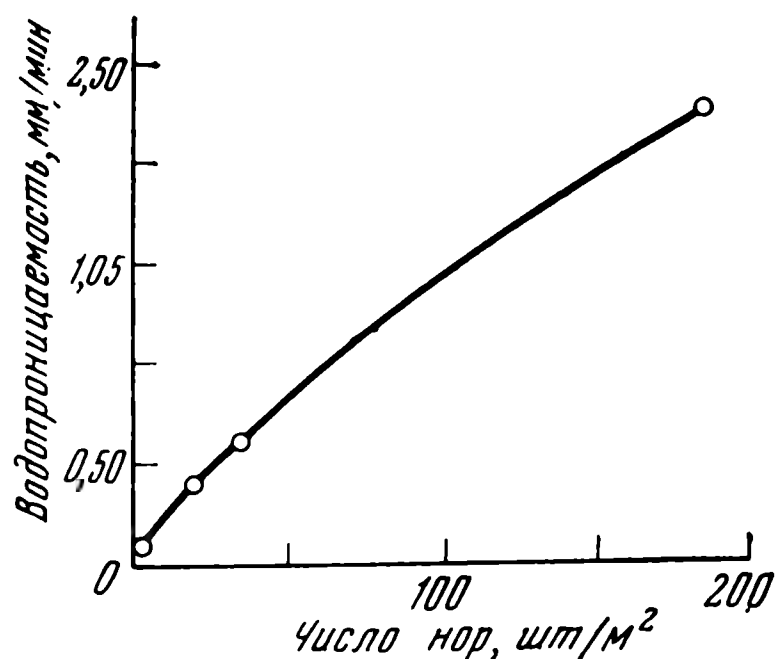
на горных пастбищах Киргизии за сезон накапливается иногда от 20 до 600 м³/га распыленной почвы. Изменение плотности и структуры почвы сопровождается уменьшением ее водопроницаемости. На горных пастбищах Киргизии уменьшение водопроницаемости иногда достигает полутора-двухкратного размера (с 1,69 до 0,98 мм/мин), на пастбищах Техаса — почти пятикратного (с 39 до 8 см/час) (по данным Аристова; Шван-Гурийского и др., 1974). Нарушение физических свойств почвы сопровождается изменением гидрологического режима территории и другими явлениями. Это, прежде всего, выражается в увеличении поверхностного стока талых и дождевых вод и в смыве почвы. Например, на пастбищах Колорадо поверхностный сток воды под влиянием выпаса увеличился на 24—31%, а снос взвешенных почвенных частиц — на 25—49%, что показано путем непосредственных измерений на стоковых площадках (Lusby, Reid, Knipe, 1971). На сильно сбитых горных пастбищах Киргизии, по данным Аристова, смывается в 500 раз больше почвенного материала, чем в тех же условиях на сенокосных угодиях, при этом количество смытой почвы может достигать 12,2 т/га (при искусственном дождевании интенсивностью 2,2 мм/мин в течение 10 мин). Несомненно, все это должно отрицательно отражаться на плодородии почв и первичной продуктивности пастбищных территорий. Нужно заметить, однако, что такие изменения почв и их деградация происходят лишь при неумеренном выпасе скота и не во всех условиях. Во многих случаях отрицательных изменений свойств почв под влиянием выпаса скота совсем не наблюдается (Герцык, 1955; Коммонов, Данилов, 1975).

Большое значение в условиях пастбищ имеют и другие формы деятельности животных, в частности, роющая деятельность (Абатуров, 1976). Роющая деятельность особенно характерна для степных, полупустынных и пустынных территорий, что связано с обилием здесь животных, обитающих в норах. Важнейший и наиболее специфичный эффект роющей деятельности заключается в перераспределении воды в почве, что осуществляется прежде всего под влиянием нор животных. Норы пронизывают верхние слои почв и открывают доступ воде в нижние горизонты. Это выражается в увеличении водопроницаемости. Показано, например, что водопроницаемость почв в лесостепных дубравах увеличивается под влиянием нор дождевых червей почти пропорционально числу этих нор (рис. 2). Очевидно, что и в условиях пастбищных территорий в аридных зонах норы муравьев, мокриц, термитов и других мелких животных оказывают аналогичное действие.

Норы более крупных животных (мышевидных грызунов, сусликов, песчанок) также увеличивают водопроницаемость почвы. Например, нора суслика увеличивает водопроницаемость солонцовых почв более, чем в 100 раз (с 0,05 до 5,0 мм/мин) (Абатуров, Зубкова, 1972). Высокая водопроницаемость почв, обуслов-

ленная норами животных, служит причиной последовательных изменений свойств этих почв и, прежде всего, сказывается на изменении характера их увлажнения. Это выражается в более сильном и глубоком увлажнении почв талыми и дождевыми водами и в увеличении запаса почвенной влаги. Нами было показано, например, что норы малого суслика в полупустыне, количество которых может превышать 1000 шт/га, способствуют промачиванию почвы на глубину до 1,5 м вместо 50 см при их отсут-

Рис. 2. Зависимость водопроницаемости почвы в лесостепной дубраве от числа нор дождевых червей (рассчитано по материалам Зражевского, 1957)



ствии (рис. 3), при этом запасы влаги в местах расположения нор увеличиваются более, чем в 2 раза (с 90 до 190 мм) (Абатуров, Зубкова, 1969, 1972). В целом, норы животных способствуют оттоку влаги в глубь корнеобитаемой толщи почвы, где она сохраняется от непродуктивного физического испарения и в дальнейшем используется растительностью.

Сильное промачивание почв под влиянием нор животных вызывает рассоление почвенной толщи. Например, значительное рассоление почв на глубину 1,5—2,0 м происходит под влиянием нор малого суслика и степной пеструшки в полупустынях и степях Казахстана (рис. 4, 5) (Абатуров, 1963; Абатуров, Зубкова, 1972), что отражается на увеличении запасов продуктивной (доступной растениям) влаги.

Увеличение запасов влаги в почве, разрыхление и рассоление почв служит причиной изменения видового состава растительности и увеличения ее продуктивности (рис. 6). По нашим данным, урожай растительности под влиянием роющей деятельности степной пеструшки увеличивается на 26—30% (табл. 23).

Норы животных часто служат причиной образования понижий микрорельефа (западин). Последовательный ход образования западин под влиянием нор малого суслика в полупустыне Северного Прикаспия изображен на рис. 3, из которого видно, как в результате меняющегося характера увлажнения почв на месте нор сусликов происходит постепенное проседание почвы и образование понижения (западины) (Абатуров, Зубкова, 1972). Образование западин служит причиной изменения гидрологиче-

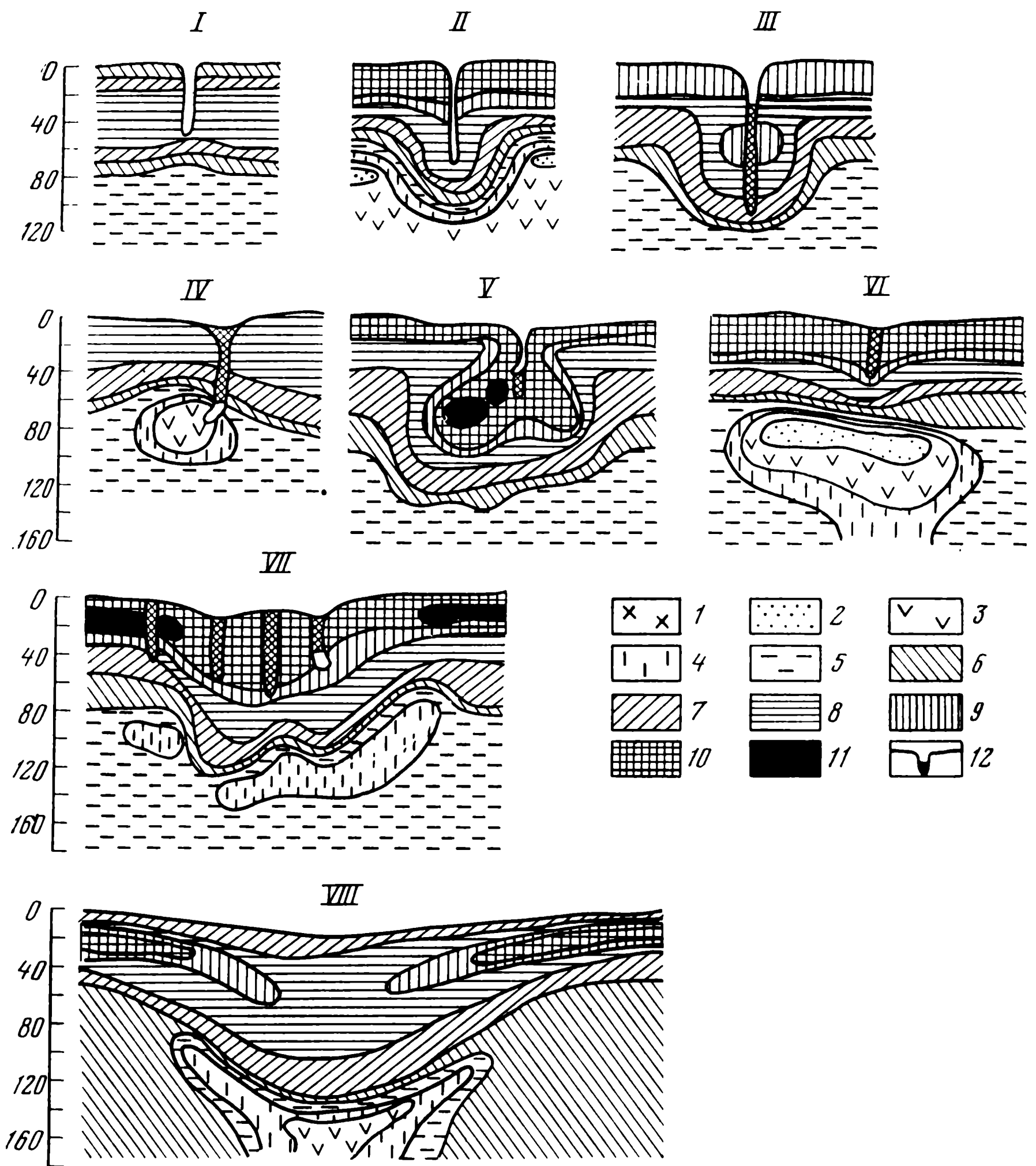


Рис. 3. Характер весеннего увлажнения почвы (солончаковый солонец) и последовательные стадии образования западин в полупустыне Северного Прикаспия под влиянием «вертикальных» нор малого суслика (Джаныбекский стационар АН СССР, 1—15.IV 1970) (Абатуров, Зубкова, 1972)

I—II — почва с новообразованными норами; III — почва со старой разрушающейся норой; IV — разрушенная нора («лунка»); V — повторное появление новой норы на месте «лунки» и начальная стадия образования «просадки»; VI — старая нора в «просадке»; VII — старая «просадка», образовавшаяся на месте многократно появлявшихся нор; VIII — западина со светло-каштановой почвой, образовавшаяся на месте «просадки»
Влажность почвы (% от веса почвы): 1 — <10 ; 2 — 10—12; 3 — 12—14; 4 — 14—16; 5 — 16—18; 6 — 18—20; 7 — 20—22; 8 — 22—24; 9 — 24—26; 10 — 26—28; 11 — >28 ; 12 — нора суслика

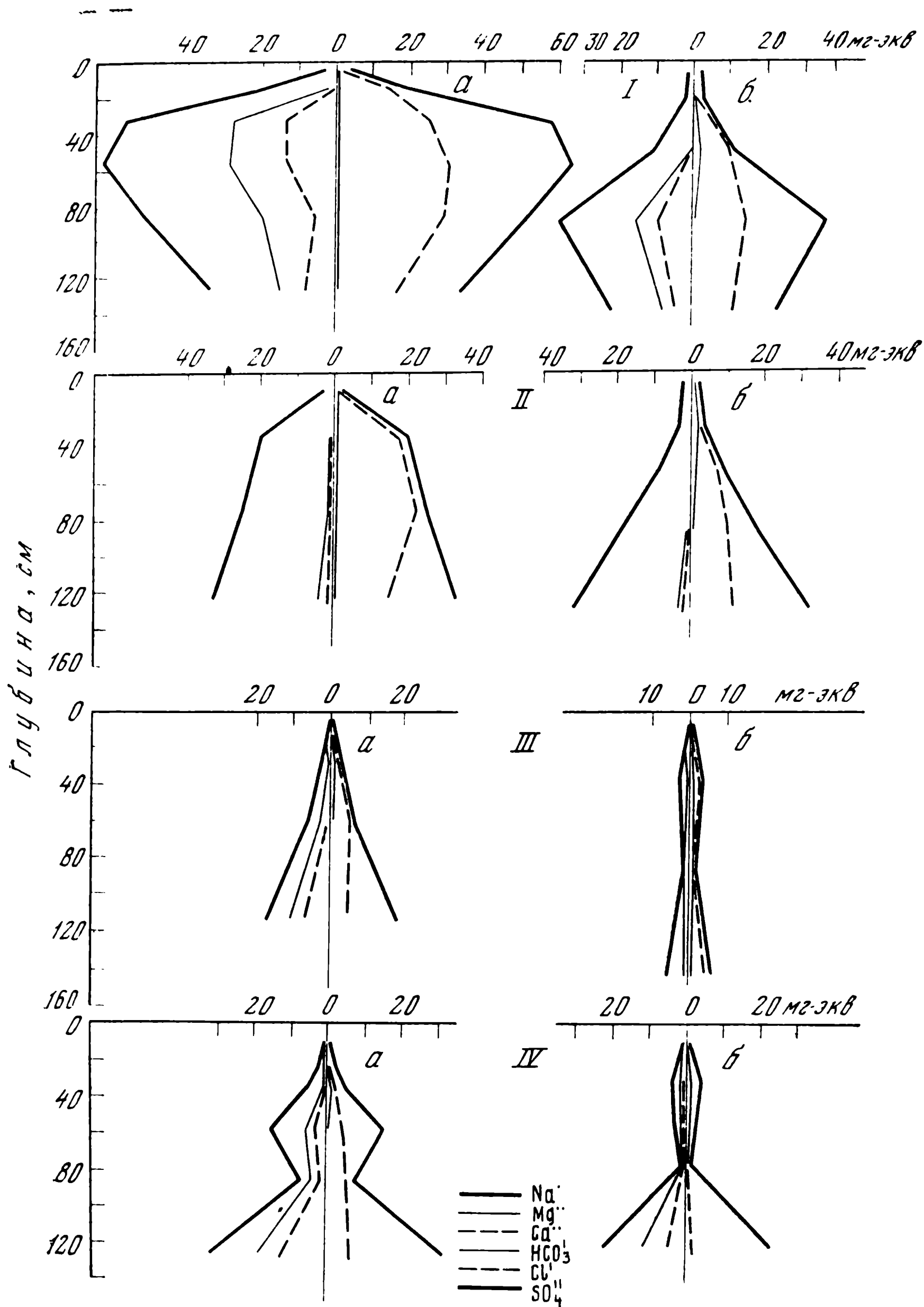


Рис. 4. Характер рассоления почв под влиянием роющей деятельности степной пеструшки в сухой степи Казахстана (Целиноградская обл., Кургальджинский Гос. заповедник, 1961 г.)

I и II — в условиях сильнозасоленных солонцовых почв; III и IV — в условиях каштановых солонцеватых почв; а — ненарушенная почва; б — почва на поселении степной пеструшки. Слева от оси каждого профиля — катионы, справа — анионы (Абатуров, 1964)

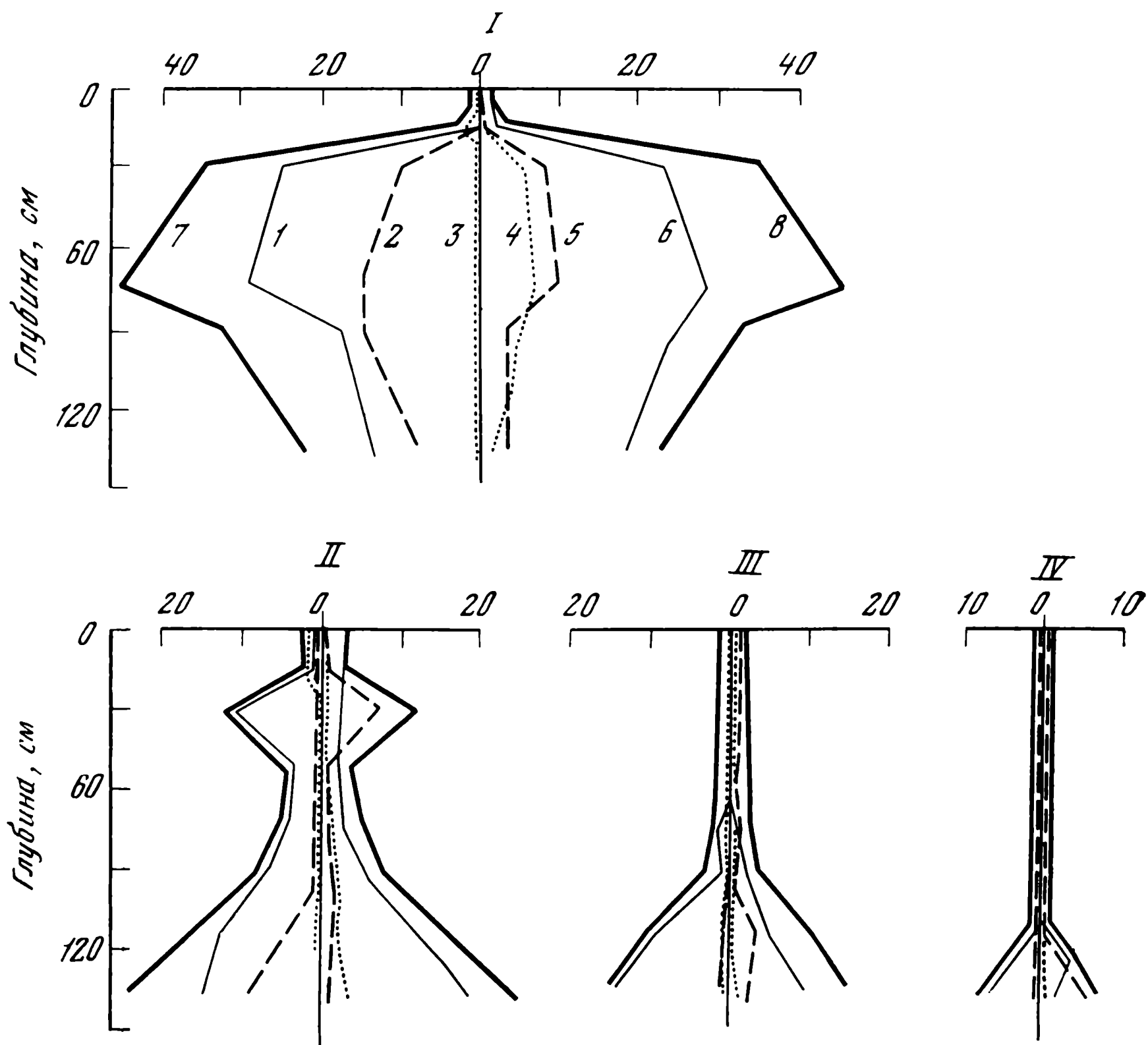


Рис. 5. Последовательные стадии рассоления почвы (солончаковый солонец) под влиянием нор малого суслика в полупустыне Северного Прикаспия (Джаныбекский стационар АН СССР, 1970 г.)

I — ненарушенный солончаковый солонец; *II* — почва после сильного весеннего увлажнения, вызванного влиянием норы малого суслика (образование «просадки»); *III* — почва на месте многократно появлявшихся нор (старая «просадка»); *IV* — почва в западине, образовавшейся на месте «просадки». Состав водной вытяжки (мг — экв/100 г почвы) 1 — SO_4^{2-} ; 2 — Cl^- ; 3 — HCO_3^- ; 4 — Mg^{2+} ; 5 — Ca^{2+} ; 6 — Na^+ ; 7 — сумма анионов; 8 — сумма катионов (Абатуров, Зубкова, 1972)

ского режима территории, перераспределения атмосферных осадков на ее поверхности и, как следствие, причиной неоднородности растительного покрова.

Большое значение имеет также и перераспределение химических веществ в толще почвы в результате роющей действительности, которое заключается в их прямом переносе из глубоких горизонтов в наиболее деятельные верхние слои почв и вызывает изменение их химических свойств и плодородия почв (Абатуров, 1973). Нами было показано, например, что вертикальный поток минеральных веществ с глубины на поверхность на современном



Рис. 6. Пятнистость растительного покрова в сухой степи Казахстана (Тургайская обл., 1976 г.). Образование пятен связано с деятельностью степной пеструшки: на месте ее нежилых локально располагающихся поселений с перерывной и измененной почвой развивается более густая и пышная растительность

этапе почвообразования в полупустыне Северного Прикаспия осуществляется сусликами и растительностью, причем суслики в этом процессе занимают ведущее место (Абатуров и др., 1969). Специфика участия животных в таком перемещении заключается в том, что они переносят не только растворимые, но и не-

Т а б л и ц а 23

Изменение урожая надземной массы растений под влиянием роющей деятельности степной пеструшки в сухой степи Казахстана (Абатуров, 1964)

Растительная группировка	Площадь, занятая поселениями пеструшек, %	Надземная масса растений, сухой вес, г/м²		Урожай растительности, ц/га		Прирост урожая за счет растительности поселений, %
		вне поселений	на поселениях	вне поселений	по всей территории	
Ковыльно-типчаково-полынная	10	129	306	12,9	14,2	9,2
Типчаково-полынная	10	53	289	5,3	7,7	31,2
Биюргуново-чернополынная	6	70	482	7,0	9,5	26,3

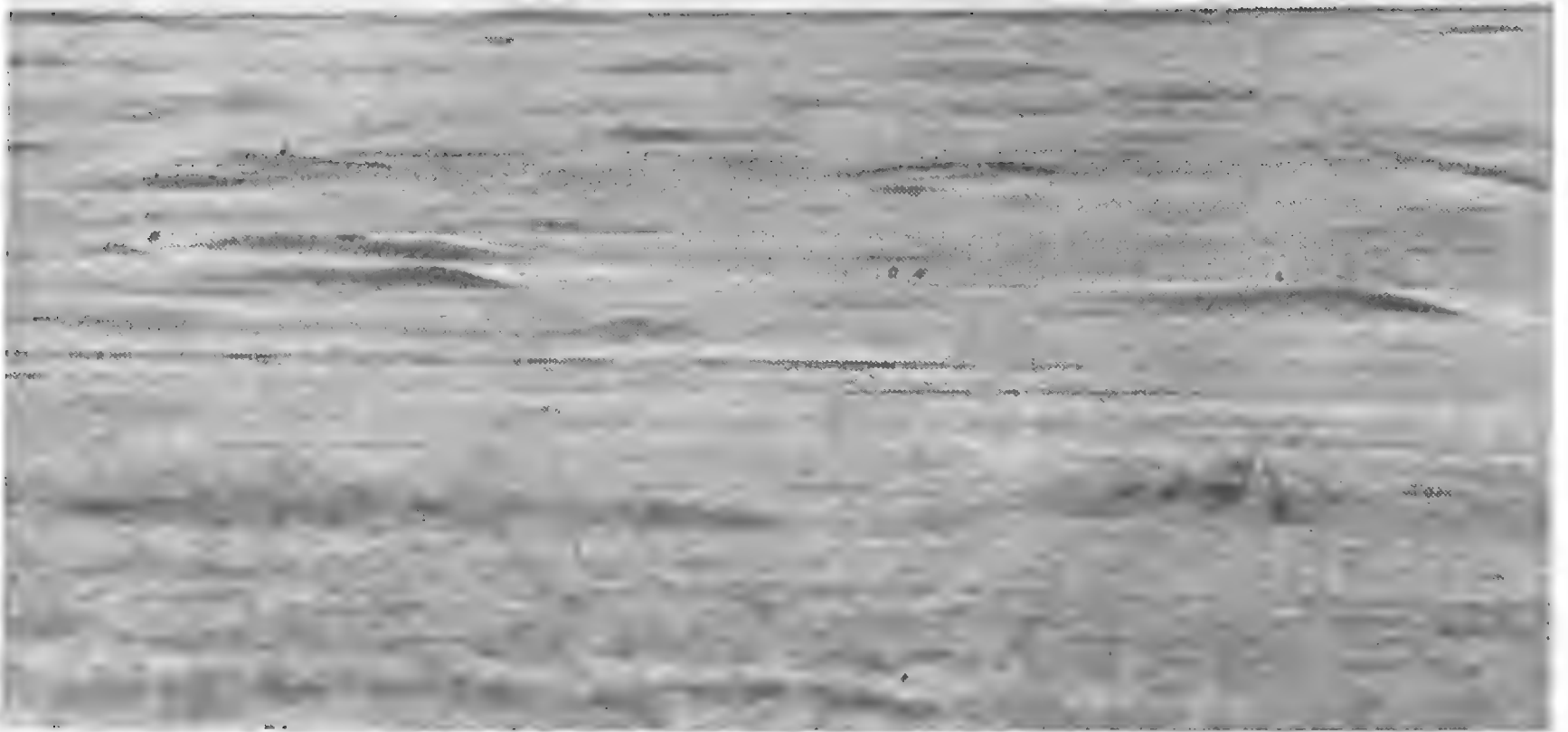


Рис. 7. Общий вид участка, заселенного степным сурком (Ворошиловградская обл., 1975 г.). Видны бугры (микроповышения), образованные сурками в результате выноса на поверхность почвенного материала при строительстве нор (фото Т. А. Середневой)

растворимые в воде соединения, в том числе невыветрившиеся первичные минералы, тогда как при всех других способах перемещения (в виде водных растворов по капиллярам, в результате жизнедеятельности растений) — лишь растворимые. Вынесенные таким образом минеральные вещества меняют химический состав верхних наиболее деятельных слоев почвы, включаются в биологический круговорот и в конечном итоге оказывают влияние на особенности растительного покрова.

Немаловажна и та сторона роющей деятельности животных, которая заключается в перемещении на поверхность значительных масс почвенного субстрата, образующего на поверхности локальные участки со специфическими физико-химическими свойствами почв. Формируется характерный зоогенный микро-рельеф (кучки кротов, слепышей, холмики сусликов, сурков и т. д.), который заметно меняет облик ландшафтов (рис. 7, 8). Перемещение почвенного материала оказывает и чисто механическое воздействие на растительный покров, вызывая засыпание растительности землей и ее отмирание. Подобные зоогенные образования изменяют микросток поверхностных вод и отличаются иным химическим составом субстрата. Все это вместе взятое вызывает локальные изменения растительности, которые носят или необратимый характер, или восстанавливаются после определенного периода демутации. Такие изменения, вызванные различными животными и в различных природных условиях много-

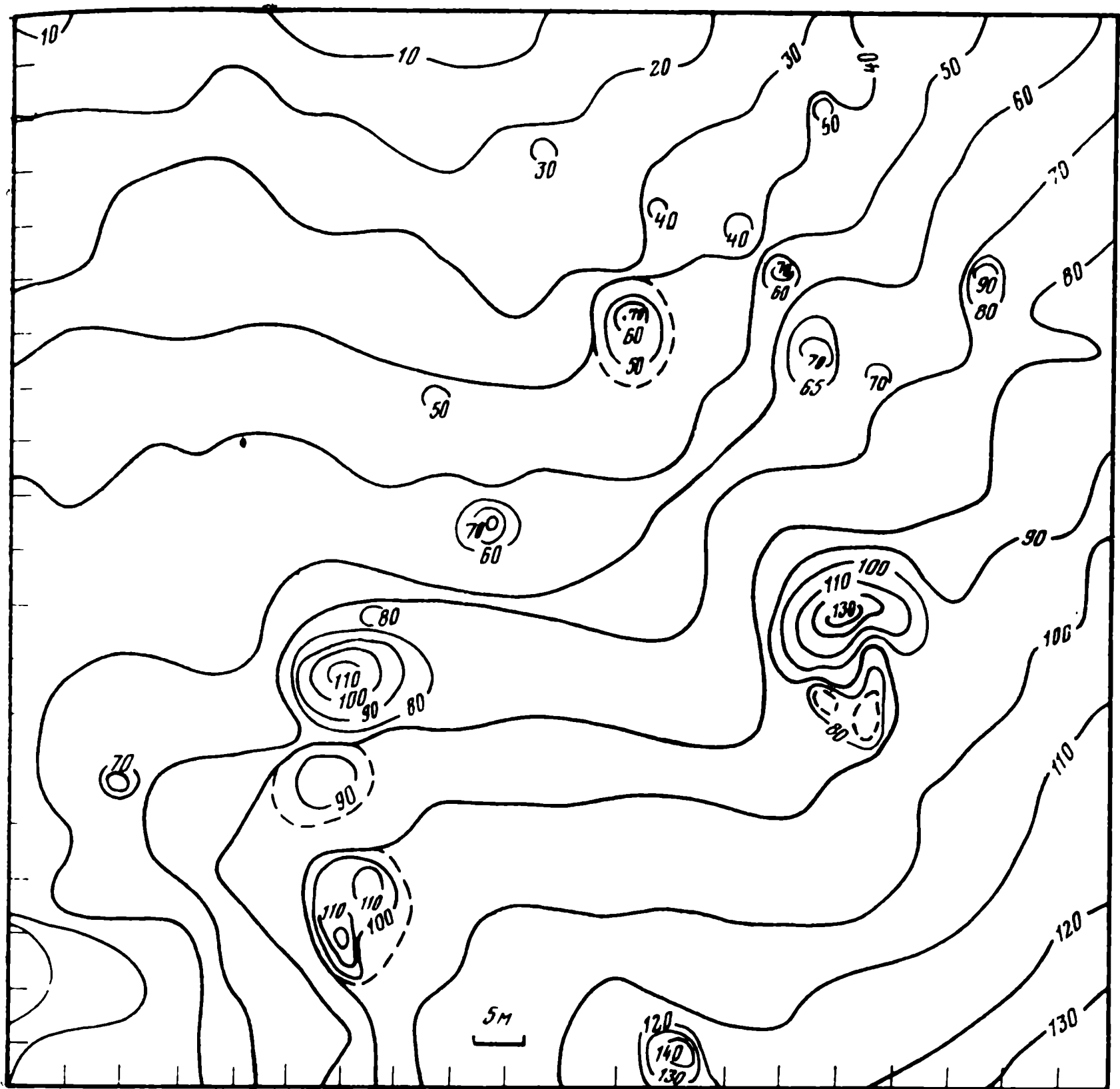


Рис. 8. Микрорельеф участка, заселенного степным сурком (Актюбинская обл., 1970 г.). Зарисовано на основе инструментальной (нивелирной) съемки. Крупные холмики — сурчины, мелкие — сусликовины или отдельные норы сурков (временки). Высота сечения горизонталей — 10 см. Площадь участка — 1 га

кратно описаны (Формозов, Воронов, 1939; Якушев, 1941; Гиляров, 1951; Лавренко, Юнатов, 1952; Кучерук, 1963; Абатуров, 1964; Зимина и др., 1970; Злотин, Ходашова, 1974; Жучкова, Утехин, 1975, и др.).

Масштаб всех отмеченных форм деятельности животных во многих случаях достигает чрезвычайно больших величин и может оказывать существенное влияние на первичную продуктивность пастбищ, изменяя ее в ту или иную сторону.

УЧАСТИЕ ЖИВОТНЫХ В РАЗЛОЖЕНИИ РАСТИТЕЛЬНОЙ ОРГАНИКИ

Одна из важнейших форм опосредованного воздействия животных на первичную продуктивность — участие в разложении растительной органики и в биологическом круговороте веществ.

Такое разложение и минерализация — необходимое условие нормального хода биопродукционного процесса. За счет данного явления освобождаются химические элементы, связанные в растительной органике, благодаря чему они вновь вовлекаются в биологический круговорот, улучшают условия питания растений и тем самым увеличивают объем создаваемой биологической продукции. Этим не только предотвращается истощение ресурсов питания растений, но даже достигается их обогащение.

Обычно все живые организмы с точки зрения их участия в биологическом круговороте принято подразделять на продуцентов, консументов и редуцентов. Большинство животных, прежде всего животных-фитофагов, по этой классификации относится к консументам и тем самым им отводится в биологическом круговороте преимущественно роль потребителей органического вещества, создаваемого продуцентами (растениями). Разложение по этим представлениям — функция других организмов (редуцентов), главным образом, микроорганизмов и животных-сапрофагов. Роль фитофагов в разложении растительного органического вещества, таким образом, признается незначительной и ее принято ограничивать лишь образованием непереваренных растительных остатков пищи, прошедших через пищеварительный тракт.

Такие представления сформировались, главным образом, в результате изучения лесных экосистем, где структура сообществ животных складывается при подавляющем преобладании сапрофагов, которые вместе с микроорганизмами почти полностью осуществляют функции разложения и минерализации органического вещества. Иное дело экосистемы пастбищных типов, в том числе степные и пустынные, где фитофаги по своей массе даже превышают сапрофагов (Ходашова, 1966; Чернов и др., 1967) и в значительной мере берут на себя функции редуцентов, не уступая в этом во многих случаях настоящим редуцентам (микроорганизмам и животным-сапрофагам). Чрезвычайно важно при этом учитывать, что их участие заключается не только и даже не столько в образовании экскрементов (непереваренных и неразложившихся остатков растительности), а в полном расщеплении (минерализации) потребленной растительной продукции в процессе метаболизма в их организме. Таким образом, роль животных в процессах разложения, минерализации и в биологическом круговороте оказывается более сложной, чем обычно считается, и должна рассматриваться по-иному (Абатуров, Кузнецов, 1973; Работнов, 1974).

Т а б л и ц а 23

Количество экскрементов у разных групп животных

Группа животных	Экскременты, % от веса потребленного корма	Источник
Насекомые-фитофаги	51—74	Шовен, 1953
Птицы	20—40	Дьяков, 1959
Млекопитающие	10—50	Томмэ и др., 1970

В настоящее время имеется достаточное количество данных о потреблении животными-фитофагами растительного органического вещества на пастбищах, о характере обменных процессов и балансе веществ в организме животных, которые позволяют в общих чертах оценить участие животных в биологическом круговороте. Известно, что почти вся потребленная животными органика перерабатывается в организме животных и выделяется наружу в нескольких различающихся между собой формах: в виде непереваренных остатков (кал), в виде газообразных (CO_2 , метан) и жидких (моча) продуктов распада органики. Лишь небольшая часть потребленного корма преобразуется во вторичную продукцию и накапливается в виде тканей тела животного. Таким образом, почти все потребляемое животными вещество так или иначе перерабатывается в организме животных, в той или иной форме выделяется наружу и участвует в биологическом круговороте. В виде непереваренных остатков (кал) у разных животных выделяется от 10 до 70% и более потребленного корма (табл. 23). У млекопитающих и птиц эта величина чаще всего изменяется в пределах 10—40% (изредка до 60%), у насекомых — 50—70% (табл. 23). Небольшая часть (1—2%) преобразуется в новые формы органики и откладывается в организме животных. Остальная часть (30—90%) полностью или частично расщепляется в процессе метаболизма и выделяется наружу с мочой¹ и в газообразном виде при дыхании в виде простых органических или минеральных соединений (CO_2 , вода, аммиак, мочеви́на, метан и т. д.). Характерно, что в процессе дыхания выделяется только углерод в виде углекислого газа, с мочой — продукты азотистого и минерального обмена.

Животные-фитофаги потребляют и перерабатывают указанным путем значительную часть растительной продукции экосистем (как будет показано выше, около 60—70% надземной части

¹ Нужно заметить, что у таких животных, как птицы, рептилии, насекомые и др., продукты метаболизма (моча) смешиваются в кишечнике с калом и вместе с ним выделяются наружу. Это необходимо учитывать при определении переваримости корма данных животных. Установлено, что в экскрементах птиц продукты метаболизма (моча) составляют 10—18% (Дьяков, 1959). У млекопитающих часть продуктов метаболизма также выделяется с калом и, кроме того, значительная доля может выноситься с потом.

Т а б л и ц а 24

Участие малых сусликов в разложении растительного органического вещества

Год	Урожай растительности	Изъято сусликами	Кормовые остатки	Потребление растительной массы	Экскременты	Вторичная продукция	Полная и/или частичная минерализация
1971	$\frac{1150}{100}$	$\frac{240}{21}$	$\frac{121}{11}$	$\frac{119}{10}$	$\frac{24}{2}$	$\frac{4,2}{0,4}$	$\frac{91}{8}$
1972	$\frac{590}{100}$	$\frac{180}{31}$	$\frac{101}{17}$	$\frac{79}{13}$	$\frac{16}{3}$	$\frac{3,0}{0,5}$	$\frac{60}{10}$
1973	$\frac{1940}{100}$	$\frac{340}{16}$	$\frac{247}{13}$	$\frac{63}{3}$	$\frac{13}{1}$	$\frac{2,0}{0,1}$	$\frac{48}{3}$

П р и м е ч а н и е. В числителе — кг/га (сухой вес); в знаменателе — % к урожаю растительности.

растительной продукции на пастбищах). Например, население только одного вида — малого суслика в полупустыне Северного Прикаспия, по нашим данным, перерабатывает и выделяет в окружающую среду в виде непереваренных остатков 2—3% годового урожая надземной массы растительности, полностью и частично минерализует и выделяет с мочой и в процессе дыхания 8—10% (табл. 24). Если принять во внимание всех фитофагов, обитающих на данных пастбищах, в том числе и домашних животных, которые используют до 60% и более урожая растительности, то легко убедиться, что продукты метаболизма составят приблизительно 30—40%, а непереваренные остатки 20—30% всей надземной части годичной растительной продукции (при средней переваримости кормов 50—70%).

Какова же степень участия в биологическом круговороте каждой отдельной формы переработки растительной продукции животными?

В процессе дыхания, как уже отмечалось, выделяется основная часть метаболизированного углерода, с мочой — почти все продукты азотистого и минерального обмена. В целом из всего потребленного углерода около половины усваивается организмом и, следовательно, столько же (за вычетом отложенного в тканях) освобождается в процессе дыхания в виде конечных продуктов распада (CO_2) (табл. 25). Следовательно, при такой пастбищной нагрузке животных, когда используется 60—70% годичной надземной продукции растений, примерно 30% всего органического углерода, связываемого в годичном урожае растений, освобождается животными из растительной органики и в виде углекислого газа выделяется в окружающую среду.

Далее, из всего потребленного органического азота около половины или более освобождается в процессе метаболизма и в

Т а б л и ц а 25

Примерные величины потребления и выделения вещества в организме растительноядных млекопитающих (по данным Мак-Дональда и др., 1970; Прянишникова, 1963, и др.)

Показатель	Сухое ве- щество, %	Углерод, %	Азот, %	Минеральные вещества (зола), %
Потребление	100	100	100	100
Выделение с калом	40—50	41—43	30—40	60
» с мочой	4	3—5	45—60	39
при дыхании (CO ₂)	40—50	40—50	0	0
в метане		3	0	0

виде простых органических соединений (мочевина, мочева́я кислота, аммиак и др.) поступает с мочой в почву (табл. 25, 26). Состав азотистых продуктов распада у разных животных неодинаков (табл. 27). У млекопитающих преобладает мочевина, в значительном количестве выделяется также и аммиак; у насекомых и птиц продукты азотистого обмена выделяются в основном в виде моче́вой кислоты. Все эти азотистые продукты распада хорошо растворимы в воде и при попадании в почву быстро переходят в формы, доступные растениям¹. Таким образом, при пастбищном использовании растительности, когда потребляется 60—70% урожая, около 30—40% белкового азота всей надземной части растительной продукции ежегодно расщепляется животными в процессе метаболизма и возвращается в окружающую среду в доступной растениям форме.

Из всех потребленных животными элементов минерального питания растений (зольных элементов) с мочой выделяется около 40% (табл. 25, 26). Характерно, что подавляющее количество этих элементов, как известно, приходится на долю калия (табл. 26). Фосфорные соединения в моче содержатся лишь в небольшом количестве. То же свойственно и кальцию. Это связано с тем, что как фосфор, так и кальций, освобождающиеся при расщеплении органических веществ в организме животных, выводятся наружу в основном с калом. В частности, около $\frac{1}{10}$ части кальция, содержащегося в кале, приходится на метаболизированный кальций. В целом же легко рассчитать, что более 35% зольных элементов, содержащихся в надземной растительной продукции пастбищ, высвобождаются животными из органики и в доступной растениям форме возвращаются в почву с мочой и с калом.

Кал животных, представляющий собой неперева́ренные остатки растений, очевидно, не играет той непосредственной роли

¹ Часть азотистых соединений при попадании в окружающую среду может улетучиваться.

Т а б л и ц а 26

Баланс азота и зольных веществ в организме северного оленя
(рассчитано по данным Ивановой, Вебера, 1977)

Элемент	Лето				Зима			
	поступле- ние с кормом	выведение			поступле- ние с кормом	выведение		
		с калом	с мочей	всего		с калом	с мочей	всего
Азот	$\frac{58}{100}$	$\frac{20}{34}$	$\frac{35}{60}$	$\frac{55}{94}$	$\frac{12}{100}$	$\frac{6,8}{57}$	$\frac{7,0}{58}$	$\frac{13,8}{115}$
Натрий	$\frac{0,68}{100}$	$\frac{0,12}{17}$	$\frac{0,04}{6}$	$\frac{0,16}{23}$	$\frac{0,13}{100}$	$\frac{0,03}{23}$	$\frac{0,22}{169}$	$\frac{0,25}{192}$
Калий	$\frac{18,92}{100}$	$\frac{0,83}{4}$	$\frac{17,20}{91}$	$\frac{18,03}{95}$	$\frac{1,19}{100}$	$\frac{0,94}{79}$	$\frac{0,47}{39}$	$\frac{1,44}{118}$
Кальций	$\frac{22,06}{100}$	$\frac{12,99}{59}$	$\frac{0,26}{1}$	$\frac{13,25}{60}$	$\frac{1,81}{100}$	$\frac{2,08}{114}$	$\frac{0,06}{3}$	$\frac{2,14}{117}$
Магний	$\frac{7,86}{100}$	$\frac{5,75}{73}$	$\frac{0,21}{3}$	$\frac{5,96}{76}$	$\frac{0,34}{100}$	$\frac{0,35}{102}$	$\frac{0,08}{23}$	$\frac{0,43}{125}$
Хлор	$\frac{0,96}{100}$	$\frac{0,21}{22}$	$\frac{1,74}{180}$	$\frac{1,95}{202}$	$\frac{0,12}{100}$	$\frac{0,02}{17}$	$\frac{1,32}{1100}$	$\frac{1,34}{1117}$
Фосфор	$\frac{6,63}{100}$	$\frac{4,43}{67}$	$\frac{0,91}{14}$	$\frac{5,34}{81}$	$\frac{0,95}{100}$	$\frac{0,88}{92}$	$\frac{0,11}{12}$	$\frac{0,99}{104}$
Сера	$\frac{1,79}{100}$	$\frac{0,92}{51}$	$\frac{0,20}{11}$	$\frac{1,12}{62}$	$\frac{0,71}{100}$	$\frac{0,74}{104}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0,74}{104}$
Всего зольных элементов	$\frac{58,90}{100}$	$\frac{24,25}{41}$	$\frac{20,55}{36}$	$\frac{44,80}{77}$	$\frac{5,25}{100}$	$\frac{5,04}{96}$	$\frac{2,26}{43}$	$\frac{7,30}{139}$

П р и м е ч а н и е. Числитель — в г на 100 кг веса тела животного; знаменатель — % к поступлению.

в круговороте веществ, которая свойственна прямым продуктам расщепления органики. Азот и большинство минеральных веществ находятся в нем в основном в связанном состоянии. Так, большая часть азота содержится здесь в виде нерастворимых в воде белковых соединений. То же в значительной мере относится и к минеральным соединениям. Однако часть фосфора и кальция, как уже отмечалось выше, а также почти весь калий находятся в кале в подвижном состоянии, быстро из него вымываются и становятся доступными растениям. Некоторая часть азота (иногда до $\frac{1}{3}$) может находиться также в растворимом состоянии и, следовательно, тоже доступна растениям. Тем не менее основная масса кала животных нерастворима и может долгое время сохраняться в ненарушенном состоянии. Это особенно свойственно территориям с засушливыми условиями, где экскременты в сухом состоянии могут сохраняться на поверхности почвы в течение многих лет. Вместе с тем в условиях достаточного

Т а б л и ц а 27

Состав азотистых продуктов распада в моче различных животных
(по Коштоянцу, 1950, и др.)

Животное	Азот различных фракций, % ко всему азоту мочи			
			мочевая кис- лота	креатин и креатинин
Дождевой червь	20,4	38,1	следы	15,8
Гусеница шелкопряда *	—	—	85,8	—
Курица	1,5	0,9	70,0	—
Курица	17,3	10,4	62,9	9,4
Утка	3,2	4,2	71,9	—
Лось ** (лето)	0,8	68,3	1,6	5,4
(зима)	55,2	31,0	3,0	6,9
Северный олень ** (лето)	10,0	66,0	1,5	3,0
(зима)	11,9	46,3	1,0	7,30

П р и м е ч а н и е. * по Швайвичу, 1949. ** по Ивановой, и Веберу, 1977.

увлажнения разрушенная и измельченная растительная масса экскрементов служит благоприятным субстратом для дальнейшего микробного расщепления и разлагается значительно быстрее, чем ненарушенный растительный материал.

Сравнивая между собой поступление веществ в окружающую среду в виде продуктов метаболизма (в расщепленном состоянии) и в виде непереваренных остатков пищи, легко убедиться, что и в том и другом случае перерабатывается приблизительно одинаковое количество вещества. Однако в первом случае в почву и в воздушную среду поступают легкоподвижные соединения, почти непосредственно доступные растениям. Во втором — окончательное расщепление, а значит и усвоение растениями, может растягиваться на длительный срок. Вместе с тем, учитывая, что при достаточном увлажнении материал непереваренных остатков разлагается быстрее, чем ненарушенные мертвые растительные остатки, можно заключить, что и этот путь переработки растительности в определенных физико-географических условиях может значительно ускорять как разложение растительного материала, так и круговорот веществ в экосистеме. В целом животные-фитофаги в условиях пастбищных экосистем непосредственно освобождают и переводят в подвижное состояние, по-видимому, от трети до половины веществ, связанных в годичной продукции растительной органики, и выделяют их с мочой, калом и в процессе дыхания в окружающую среду.

И, наконец, большое значение имеет побочная форма действия экскрементов, заключающаяся в том, что они стимулируют и ускоряют разложение других мертвых растительных остатков (опад, подстилка и др.). Это действие связано с тем, что экскременты животных всегда обогащены микроорганизмами за счет

бактериальной флоры их пищеварительного тракта. Попадая с экскрементами в окружающую среду и размножаясь в благоприятных условиях, эти микроорганизмы участвуют в разложении не только экскрементов, но и остальных органических остатков. Показано, например, что содержание микроорганизмов в лесной подстилке, смешанной с экскрементами дубовой листвовертки, бывает в 40 раз больше, чем в подстилке без экскрементов, а небольшое добавление к степной подстилке экскрементов грызунов (полевок) ускоряет разложение подстилки в 1,4 раза (Злотин, 1967; Злотин, Ходашова, 1974).

В целом, в результате всех рассмотренных процессов и особенно в результате процессов метаболизма животных ускоряется освобождение элементов питания растений, удерживаемых в растительной органической массе, благодаря чему питательные вещества вновь вовлекаются в биологический круговорот и используется растениями для создания новой органической массы. Этим обеспечивается более высокая скорость оборота питательных веществ, увеличивается продуктивность растений. Таким путем одни и те же вещества за счет высокой скорости оборота могут несколько раз участвовать в течение короткого промежутка времени в создании разных масс органического вещества, обеспечивая тем самым образование дополнительной растительной продукции.

Действие выделений животных в целом аналогично действию удобрений. Дополнительное внесение в почву азота и зольных веществ с выделениями животных значительно увеличивает плодородие почв. Показано, например, что группа овец в 100 голов оставляет на пастбище большое количество элементов питания растений (табл. 28). На этом явлении в пастбищном хозяйстве основан прием обогащения почв питательными веществами путем «смены стойбищ». В отношении овец в данном случае считаются наиболее целесообразными такие стойбища, в условиях которых на 1 м² поверхности почвы приходится одна овца в течение 10 час. Урожай трав на месте такого стойбища повышается более чем в 2 раза с одновременным улучшением качества травостоя (Смелов, 1966). По данным зарубежных исследовате-

Т а б л и ц а 28

Поступление питательных веществ с выделениями отары овец
(100 голов) на пастбище (Смелов, 1966)

Время пребывания на пастбище, часов	N, кг	P ₂ O ₅ , кг	K ₂ O, кг
2	10,69	1,34	10,35
3	32,51	3,30	32,71
6	80,01	8,18	80,41
20	157,78	17,70	156,05

лей, частая смена стойбищ повышает урожай растительности в зависимости от характера пастбищ на 75—175% и также рекомендуется как эффективное мероприятие для повышения продуктивности пастбищной растительности (Клапп, 1961).

Рассматриваемая деятельность животных влияет не только на продуктивность растительности, но и может быть важным фактором формирования состава растительности больших регионов. Например, широкое распространение в пустынях Средней Азии и Казахстана азотолюбивой растительности обязано действию данного фактора и проявляется под влиянием как домашних, так и диких растительноядных животных (Ротшильд, 1968).

* * *

Все сказанное в данной главе позволяет заключить, что деятельность животных-фитофагов в условиях экосистем пастбищных типов не только неизбежное, но и необходимое явление для нормального существования растительности. Трофическое взаимодействие растений и животных фитофагов выступает как самостоятельный тип экологических связей, которые отработывались в течение длительной совместной эволюции этих организмов. Со стороны растительности была выработана способность выдерживать без ущерба продуктивности отчуждение части живой фитомассы. В целом для первичной продуктивности такая способность обеспечивается высокими продукционными возможностями растений, превышающими возможности среды. За счет этого растительный покров способен при уменьшении производительной массы полностью осваивать ресурсы вещества и энергии, предоставляемые средой. Кроме того, растения выработали различные приспособления, снимающие отрицательный эффект отчуждения фитомассы. Отчуждение стало необходимым условием поддержания высокопродуктивного состояния.

Различные виды растений обладают разной устойчивостью к отчуждению. Поэтому видовой состав пастбищных растительных сообществ формируется в соответствии с силой пастбищной нагрузки животных: преимущество получают такие сообщества растений, которые приспособлены к данной силе пастбищного воздействия. Соответствие силы нагрузки и выносливости растительных сообществ обеспечивает максимальную первичную продуктивность. Нарушение этого соответствия как в ту, так и в другую сторону сопровождается уменьшением продуктивности с последующим ее восстановлением в результате смены видового состава. Максимальное отчуждение, которое способен выдерживать растительный покров при условии соответствующей смены видового состава и при соблюдении требования сохранения кормовой ценности (поедаемости) растительности в большинстве пастбищных экосистем составляет примерно 60—70%. Удаление этой массы обычно не снижает продуктивности кормовых расте-

ний, оставляя ее на уровне, обеспечиваемом ресурсами среды. При увеличении нагрузки разрастаются непоедаемые виды или растительный покров деградирует. Более того, такое изъятие может иметь и положительное значение для растительности, способствуя более полному освоению ресурсов и, следовательно, более высокой продуктивности.

Деятельность растительноядных животных, заключающаяся в разложении и минерализации растительной органики в процессе пищеварения и метаболизма животных, ускоряет оборот элементов минерального питания растений и тем самым также способствует увеличению продуктивности растительного покрова. Продукты пищеварения и метаболизма в данном случае действуют на растения как минеральные удобрения.

Другие формы деятельности животных также могут в зависимости от силы влияния в ту или иную сторону менять продуктивность растительности, способствуя мобилизации ресурсов питания растений, или, наоборот, обуславливая их потерю для растений.

В целом, при определенных пастбищных нагрузках животных продуктивность растительности и ее хозяйственная ценность не только не снижается, но и, наоборот, создаются условия для наиболее полного и эффективного использования растительностью ресурсов питания и поддержания наивысшей первичной продуктивности.

ОСВОЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ КОРМОВЫХ РЕСУРСОВ И ПРЕДЕЛЫ ЧИСЛЕННОСТИ ЖИВОТНЫХ В ПРИРОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Следующий этап биопродукционного процесса заключается в формировании вторичной биологической продукции и связан с гетеротрофным уровнем. В условиях экосистем пастбищных типов ведущее место среди гетеротрофов занимают животные-фитофаги, которые в этих условиях ответственны почти за весь объем образуемой здесь вторичной продукции. Интенсивность формирования фитофагами вторичной продукции зависит от того, сколько корма предоставляет животным окружающая среда и какое количество этого корма они способны потребить и переработать во вторичную продукцию.

Как было видно из вышеизложенного, окружающая среда может обеспечить животных строго ограниченным и относительно постоянным количеством растительного корма. Животные в силу потенциальных способностей к неограниченному размножению и благодаря многообразию видов, обеспечивающему потребление почти всех форм растительной продукции, стремятся к максимальному и наиболее полному использованию продуцируемой растительной массы. Между тем растительность, как показано выше, приспособлена лишь к строго определенной величине отчуждения. Чрезмерное использование живой массы растений отрицательно сказывается на растительности, в то же время ее недоиспользование нерационально. И то, и другое ведет к снижению как первичной, так и вторичной продуктивности. Таким образом, очевидно, что вторичная продуктивность зависит не только от общего количества кормовых ресурсов, но и от наличия регулирующих механизмов, обеспечивающих сбалансированность отношений между растительными животными и растениями. Эти регулирующие механизмы следует рассматривать, по-видимому, одним из важнейших факторов биологической продуктивности в экосистемах пастбищных типов. Роль этих механизмов сводится к тому, что они должны, с одной стороны, ограничивать использование кормовых ресурсов, с другой — обеспечивать наиболее полное использование той части растительной массы, изъятие которой растительность выносит без ущерба для своей продуктивности.

В настоящее время известно, что животные-фитофаги в природных экосистемах, как правило, далеко не используют весь запас доступного им корма (Петрусевич, Гродзинский, 1973; Rem-

mer, 1973). Обычно считается, что это достигается путем естественной регуляции численности этих животных, благодаря чему численность, а следовательно, и освоение растительных кормовых ресурсов не достигает катастрофических для растительности размеров. Например, по словам Г. А. Викторова (1976), «устойчивое существование растительных ассоциаций обусловлено тем, что плотность популяций фитофагов сдерживается и регулируется на достаточно низком уровне активностью их естественных врагов и патогенных организмов» (с. 123). Вместе с тем известны факты, показывающие, что и при отсутствии развитых регулирующих механизмов, приводящих к массовым размножениям и гибели большей части животных от недостатка корма, они не достигают катастрофического для растений уровня. Это заставляет предположить, что ограничение использования корма может устанавливаться независимо от механизма регуляции численности животных, механизмы регуляции представляют собой приспособления, направленные на стабилизацию состояния популяций самих животных, а не их растительного корма.

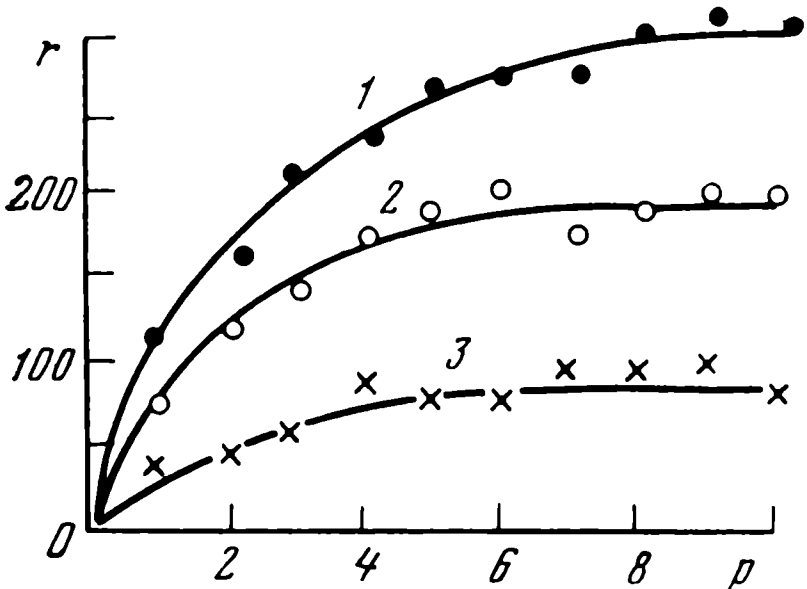
ОГРАНИЧЕНИЕ ВЕЛИЧИНЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЗАПАСОВ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Ограничение величины использования растительного корма может осуществляться автоматически независимо от самих растительноядных животных. Известно, что животные эффективно осваивают кормовые ресурсы только в том случае, если количество корма не опускается ниже определенного уровня. Для характеристики данного явления нами было введено понятие критического уровня кормовых запасов (Абатуров, 1975). Механизм этого явления связан, прежде всего, с тем, что уменьшение запасов корма в результате его использования или иных причин всегда сопровождается снижением скорости его сбора животными и увеличением затрат энергии на этот сбор. При определенной величине использования корма оставшийся его запас снижается настолько, что количество пищи, которое успевают собирать животные, не удовлетворяет их потребностей и не окупает энергетических затрат. Животные начинают испытывать недостаток пищи, на который реагируют различными способами и обычно прекращают дальнейшее использование растительности.

Таким образом, уже только на основании данной предпосылки можно утверждать, что существует предел освоения животными кормовых запасов, который они не в состоянии превысить и тем самым неспособны использовать весь запас кормов. И. Я. Поляков (1973), например, считает, что «межвидовые отношения исторически складывались как автоматически регулируемые, исключающие полное истребление фитофагами кормовых растений, а хищниками и паразитами — своей жертвы... В настоящее время с полным основанием можно считать, что главным меха-

низмом регуляции межвидовых отношений на всех трофических уровнях служит возможность обеспечить положительный энергетический баланс вида-потребителя... Отрицательный энергетический баланс наступает задолго до полного истребления популяций, служащих кормовыми ресурсами» (с. 127). Исследования, теоретически или экспериментально подтверждающие сказанное, в настоящее время крайне малочисленны. В этом отношении классический характер носят эксперименты В. С. Ивлева (1944, 1955), выполненные на рыбах. Он показал, что интенсивность потребления и затраты энергии на сбор корма отчетливо зависят от концентрации пищи в окружающем рыбу водном

Рис. 9. Зависимость размеров рациона (r) от степени концентрации пищи (p)
 1 — у карпа, питающегося неживым кормом; 2 — у воблы, питающейся личинками хирономид; 3 — у уклей, питающейся дафниями (Ивлев, 1955)



пространстве (рис. 9). В отношении наземных позвоночных также имеются экспериментальные данные, подтверждающие зависимость потребления пищи млекопитающими от ее запасов (Johnstone-Wallace, Kennedy, 1944). Данные эксперимента, выполненного на коровах, свидетельствуют, что количество корма, которое успевают собрать животные, изменяется в соответствии с изменением его количества в окружающей среде. По мере уменьшения запаса корма на пастбище количество потребляемой коровами травы уменьшалось почти пропорционально (табл. 29).

Т а б л и ц а 29

Запас травы и ее потребление коровами
 (по Johnstone-Wallace, Kennedy, 1944; Вуазену, 1959)

Последовательность стрелкования	Количество доступной коровам травы		Количество травы, съеденной коровой за день	
	сухой вес, кг/га	%	сухой вес, кг/га	%
Три первые дня выпаса	1165	100,0	14,5	100,0
Три последующие дня выпаса	535	45,9	9,0	62,0
Три последних дня выпаса	275	23,6	4,5	31,0

Например, в первые дни выпаса с оптимальным количеством травы на пастбище коровы собирали ежедневно по 15 кг травы (в сухом весе), т. е. потребляли то максимальное количество корма, которое определяется их физиологическими возможностями. В дальнейшем по мере истощения растительности на пастбище эта величина уменьшалась и в последние дни выпаса, несмотря на то, что на пастбище оставалось еще 25% исходного запаса травы, коровы собирали за сутки только 4,5 кг, т. е. явно недостаточное количество, которое не может обеспечить их потребностей даже в поддерживающем корме. Характерно, что предельное количество времени, которое коровы затрачивают на сбор корма, не превышает ни при каких условиях (даже при явном голодании) 8 час. в сутки (Буазен, 1959). По этой причине увеличение количества потребляемого корма путем большей продолжительности его сбора оказывается невозможным. Характерно, что и увеличение площади пастбища в данной ситуации тоже не может увеличить потребление. Как образно замечают авторы данной работы, уподобив челюстной аппарат коровы сенокосилке, что «если бы даже площадь пастбища составила 100 га вместо 1 га, то это несколько не помогло бы нам скосить за 7 часов 70 кг травы (15 кг в сухом весе. — А. Б.) высотой 5 см при использовании косилки с шириной захвата 65 мм» (цит по Буазену, 1959, с. 73).

Имеются и другие материалы, косвенно подтверждающие рассматриваемую закономерность. Показано, например, что вес содержимого желудков сайгаков зимой и особенно ранней весной заметно меньше, чем летом (Банников и др., 1961). Вряд ли можно сомневаться, что такое уменьшение вызвано более низкими запасами корма в зимне-ранневесенний период, учитывая, что потребности сайгаков в корме в это время не ниже, а скорее всего даже выше, чем летом, к тому же питательность зимнего корма значительно уступает летнему. У степных сурков на Украине средний вес содержимого желудков ранней весной (в марте), когда запасы зеленого корма минимальны, составляет 5,5 г (сухой вес), тогда как летом — 45,5 г¹. И в этом случае низкий вес содержимого желудков весной объясняется низкими запасами корма (90 кг/га в марте, вместо 900 кг/га летом).

В целом такие данные показывают, что изменение запаса корма вызывает соответствующее изменение интенсивности потребления пищи. Этот эффект усугубляется также и тем, что по мере сраствливания растительности уменьшается не только количество потребляемого корма, но и его питательность (табл. 30).

Это обстоятельство объясняется известным явлением избирательности в потреблении кормов, выражающемся в предпочтительном выборе животными наиболее сочных и питательных частей или видов растений. Прямые определения показали, что

¹ Данные Т. А. Середневой.

Т а б л и ц а 30

Приблизительная питательная ценность трав на различных стадиях стравливания коровами (Буазен, 1959)

Стадия стравливания	Переваримый протеин, г в 1 кг сухой травы
Первая треть периода выпаса	150
Вторая треть	130
Третья »	110

растительная масса, потребленная сурками, почти в 2 раза питательнее по своему составу, чем зеленая масса всего травостоя (табл. 31). Эти факты говорят о том, что, во-первых, животные-фитофаги в нормальных природных условиях пользуются более питательными кормами, чем это кажется при обычной оценке питательности растительных кормов, во-вторых, оставшийся после частичного использования корм всегда менее питателен, чем при исходном состоянии травостоя.

Т а б л и ц а 31

Сравнение питательной ценности травостоя (зеленая масса) и потребленной степными сурками растительной массы на Украине (1977 г.)

Время взятия пробы	Трава пастбища, % на воздушно-сухую массу			Потребленная масса, % на воздушно-сухую массу		
	сырой протеин	клетчатка	жир	сырой протеин	клетчатка	жир
Апрель	$\frac{16,19}{14,19}$	$\frac{31,02}{23,79}$	$\frac{1,61}{—}$	28,44	25,50	3,61
Июнь	$\frac{11,40}{12,69}$	$\frac{37,30}{27,19}$	$\frac{2,07}{1,75}$	23,22	20,36	2,94
Август	—	—	—	19,94	25,45	2,54

П р и м е ч а н и е. Данные для травы пастбища: в числителе — злаки, в знаменателе — разнотравье. Образцы потребленной массы брались из содержимого желудков сурков, при этом использовались желудки со свежей кормовой массой. Данные получены Т. А. Середневой.

Очевидно, все вместе взятое, т. е. уменьшение абсолютного количества корма и снижение его питательности, должно сопровождаться ухудшением питания в качественном и в количественном отношении, а отсюда и ухудшением состояния пасущихся животных. Показано, например, что при пастьбе стада коров на одном и том же пастбище (загоне) в течение 7 дней удои молока последовательно снижались (табл. 32).

Не может быть сомнения, что и дикие млекопитающие так же быстро испытывают на себе отрицательное действие недостатка кормов. Многие виды различными способами приспособились

Т а б л и ц а 32

Соотношение суточной молочной продуктивности коров в разные дни последовательной пастбы на одном и том же пастбище (Вуазен, 1959)

День пастбы	Молочная продуктивность, % к продуктивности первого дня	День пастбы	Молочная продуктивность, % к продуктивности первого дня
1	100	5	90,4
2	101,7	6	89,1
3	97,7	7	85,8
4	95,0		

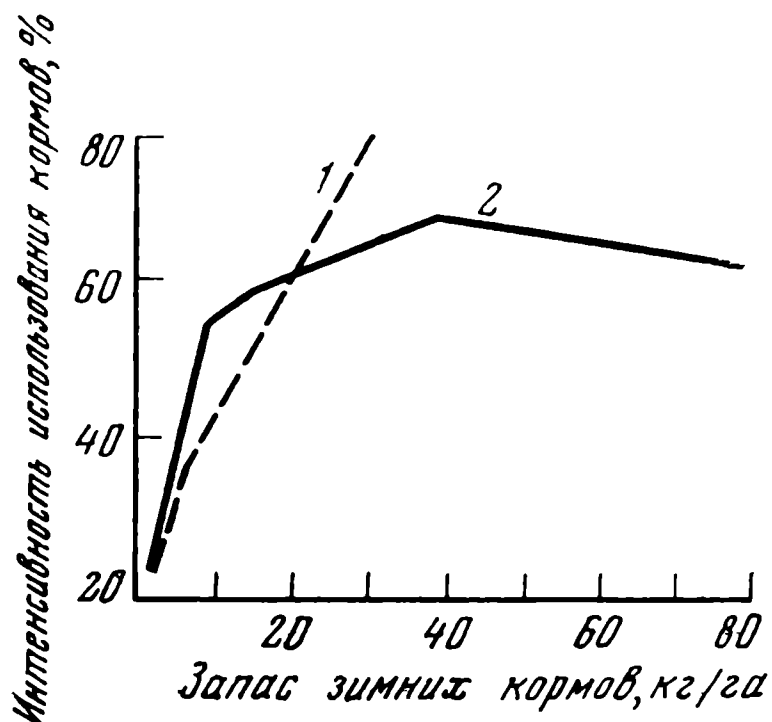
избегать или смягчать его действие. Копытные млекопитающие и другие животные, способные к миграциям, постоянно перемещаются, отыскивая наиболее кормные пастбища. Показано, например, что интенсивность потребления кормов в тех или иных участках леса копытными отчетливо зависит от количества этих кормов (рис. 10). Очевидно, меняющийся уровень потребления пищи служит тем сигналом, который позволяет этим животным следить за состоянием кормовых запасов и вовремя реагировать на их уменьшение.

То же относится и к таким видам, которые впадают в спячку при наступлении неблагоприятных в кормовом отношении условий (спячка млекопитающих). И совсем иначе обстоит дело у видов, которые не обладают такими способностями и для которых свойственны массовые размножения, вызывающие быстрое истощение кормовых ресурсов. Ухудшение питания в результате уменьшения количества и качества пищи отражается на состоянии особей и сопровождается массовой смертностью и резким снижением численности. Как и следует ожидать, такое снижение численности начинается обычно задолго до того, как запасы корма окажутся полностью израсходованными. Ярким примером этому служит динамика численности зайца-беляка в Якутии, которая характеризуется резкими подъемами и такими же спадами численности. Показано, что спад численности начинается уже тогда, когда этот кормовой запас казалось бы еще велик и составляет 700 кг/га при годовой потребности всей популяции в период пика численности 200 кг/га, т. е. в это время сохранившийся валовой запас кормов еще значительно перекрывает потребность в них зайцев (Попов, Лабутин, 1971). Однако, как отмечают авторы, «к этому времени сильно изменились качественный состав веточных кормов и степень концентрации» (с. 92). Очевидно, низкая концентрация кормов и ухудшение их качества не обеспечивают потребления необходимого количества энергии, что и приводит к ухудшению состояния зайцев и их высокой смертности. Интересно, что начавшееся снижение числа особей и соответствующее увеличение кормовой площади, приходящейся на каждую из оставшихся особей, уже не может спасти поло-

жения. Как было показано выше на примере коров, при достижении критического уровня запасов корма увеличение площади пастбища не может увеличить потребление.

Следовательно, и в этом случае в результате быстрой гибели основной части популяции использование кормового запаса оказывается неполным. Таким образом, животные-фитофаги даже при кажущемся обилии кормов могут испытывать их недостаток

Рис. 10. Зависимость интенсивности использования копытными кормов в лесу от их запасов
1 — в Беловежской пуще; 2 — в Карпатах (Владышевский, Ельский, 1974)



и поэтому не способны использовать весь кормовой запас. Использование ограничивается определенным критическим уровнем, соответствующим тому минимальному запасу кормов, при котором животные еще способны собрать необходимое для них количество пищи. Дальнейшее снижение губительно для них и поэтому невозможно.

Каков же этот критический уровень? Можно полагать, что у разных видов животных и в разных природных условиях он неодинаков¹. Это может быть связано с различной степенью концентрации (дисперсности) кормов в пространстве (Владышевский, 1968; Абатуров, 1975), а также с биологическими особенностями самих животных и т. д. К сожалению, прямые определения критического запаса до сих пор не проводились. В описанном выше опыте с коровами тот оставшийся запас корма, который составлял 25% исходной массы растительности и обеспечивал потребление коровами 4,5 кг травы в сутки, был явно ниже критического. Если считать, что суточное количество корма, необходимое для поддержания энергии существования, включая сюда и затраты на пищедобывание, составляет у коров 5—7 кг, то легко убедиться, что запас травы на пастбище, обеспечивающий потребление этого количества корма, должен быть не менее

¹ С. С. Шварц (1973) считает, что холоднокровные животные способны полнее использовать наличные запасы корма, чем теплокровные. Он связывает это с тем, что холоднокровные, у которых отсутствует необходимость поддерживать постоянную температуру тела, способны существовать при более низких кормовых запасах. Следовательно, и критический запас корма у них должен характеризоваться низкими величинами.

400 кг/га. Если учесть и другие энергетические траты коров (размножение, рост, образование молока), то, как известно, среднее потребление кормов должно составлять около 10 кг травы в сутки, а ее запас в рассматриваемых условиях — приблизительно 10 ц/га. По-видимому, таким должен быть для коров в данных условиях и критический запас пастбищных кормов (при условии отсутствия дополнительной подкормки). Приведенный пример очень упрощенно и приблизительно, но тем не менее наглядно демонстрирует смысл понятия «критический» запас корма и характер его определения¹. Нельзя однако утверждать, что животные абсолютно неспособны существовать при запасах корма, которые ниже критического уровня. Обычны, например, ситуации, когда дикие копытные в зимнее время живут при низких запасах. Однако это сопровождается ухудшением состояния и значительным снижением (до 30%) веса их тела. В летнее время они вынуждены компенсировать это снижение усилением питания и, следовательно, соответственно требуют более высокой обеспеченности кормом.

Итак, мы показали, что животные могут использовать лишь ограниченную часть запасов корма, причем это ограничение осуществляется независимо от самих животных, в том числе независимо от их численности. Следует подчеркнуть, что описанный механизм ограничения действует как в случае диких, так и сельскохозяйственных животных. Правда, в последнем случае необходимым условием его успешного действия должно быть отсутствие искусственной подкормки, поскольку при ее наличии животные получают добавочное количество энергии, позволяющее им кормиться на уже истощенных пастбищах.

Разумеется, имеются и другие механизмы, ограничивающие уровень использования фитофагами растительной продукции. К ним прежде всего следует отнести отпугивающие приспособления растений (ядовитость, колючки и т. д.), снижающие или совсем исключающие поедание этих растений многими животными. Немаловажную роль в этом могут играть, как будет показано дальше, и механизмы регуляции численности животных, благодаря которым численность, а, следовательно, и использование корма может оказаться ниже того уровня, который обеспечивается его запасами.

Так или иначе, но использование растительной продукции животными, как правило, не бывает полным и обычно имеет определенное ограничение. Действительно, имеющиеся в настоящее время материалы показывают, что размер использования запасов корма растительноядными животными в естественных условиях чаще всего незначителен (Петрусевич, Гродзинский, 1973). Характерно, что даже массовые виды млекопитающих используют

¹ Более точные определения требуют детального учета питательной ценности кормов, энергетических трат животных и т. д.

Т а б л и ц а 33

**Уровень использования кормовых запасов растительности
массовыми видами млекопитающих**

Характер место- обитания	Состав млекопитающих	Запас доступного корма, кг/га (сухой вес)	Степень использо- вания, %	Авторы
Люцерновый посев, Болгария	Обыкновенная полевка	25 900	32	Страка, 1970
Степи Монголии	Полевка Брандта	1 200*	25—75*	Кучерук, 1963
Полупустыня Се- верного Прикаспия СССР, 1971 г.	Малый суслик 66 осо- бей на 1 га	1 150	21	Абатуров, Середнева, 1973
Там же, 1972 г.	То же, 51 особь на 1 га	500	38	Абатуров, Кузнецов, 1973
»	Малый суслик (36 осо- бей на 1 га) и овцы	400	57	То же
Луга Австралии	Кролики	5 004	25—50	Myers, Poole, 1963
Саванна Африки	Крупные млекопитаю- щие	1 876	60	Wiegert, Evans, 1967
Саванна Африки (Уганда)	Водяной козел	—	10	Buchner, Golley, 1967
Кустарниковые за- росли (<i>Purshia tri- dentata</i>), Калифор- ния	Олени и овцы	—	70—71	Цит. по Браун, 1957

* Пересчитано нами по данным авторов.

корм далеко не полностью (табл. 33). По нашим данным, популя-
ция самого многочисленного в полупустыне Северного Прикаспия
вида среди диких млекопитающих — малого суслика, нормально
использует не более 20% урожая растительности, а в годы с
очень низким урожаем — не более 38%. Но в последнем случае
уже проявляется явный недостаток корма, выражающийся в зна-
чительном ухудшении физиологического состояния зверьков и
гибели значительной части популяции (Абатуров, Кузнецов,
1976б). Это говорит о том, что данная величина использования
предельна. Обыкновенная полевка в люцерновом посеве в годы
высокой численности использует до 32% урожая растительности.
Характерно, что уже при этом уровне использования зверьки
начинают испытывать недостаток корма, что сопровождается
падением их численности (Страка, 1970). То же можно сказать
и о кроликах на лугах Австралии, выедавших растительность
внутри опытных огороженных участков на 25—50%, после чего
их численность резко уменьшалась (Myers, Poole, 1963) и т. д.

Величина использования растительной продукции значитель-
но увеличивается в случае многовидовых сообществ растительно-
ядных млекопитающих, когда за счет разнообразия видов, каж-
дый из которых специализируется на определенных растительных

Т а б л и ц а 34

Запас кормов и их использование овцами на пастбищах Каракумов
(Нечаева, 1976)

Сезон года	Количество кормов, кг/га	Съедено овцами	
		кг/га	%
Весна: 1-я половина	215	142	66
2-я »	353	216	61
Лето	364	218	60
Осень	303	174	56
Зима	222	113	51

кормах, полнее осваивается все разнообразие растительной продукции экосистем и тем самым повышается уровень ее использования. По нашим данным, совместное использование урожая растительности сусликами и овцами в полупустыне Северного Прикаспия достигает за летний период 57%. В саваннах Африки, где сообщества растительноядных млекопитающих, как известно, отличаются в настоящее время наибольшей насыщенностью, использование растительной продукции всеми видами составляет около 60% (Wiegert, Evans, 1967). Очевидно, такой уровень освоения растительности следует считать предельным для животных в нормальных условиях обитания. Интересно, что и сельскохозяйственные животные, несмотря на то, что их пастба, казалось бы, регулируется совсем другими, независимыми от них факторами, обычно используют запасы своего корма приблизительно до такого же уровня (табл. 34). Очевидно, и здесь действует тот же механизм ограничения, связанный с сигнальным действием недостатка кормов.

Перечисленных примеров, по-видимому, достаточно, чтобы полагать, что предельный уровень освоения кормовых запасов пастбищными млекопитающими обычно не превышает 60—70%. Характерно, что данная величина свойственна не только диким млекопитающим, но, по-видимому, и сельскохозяйственным при условии содержания их только на подножном корму.

Итак, теперь нам в общих чертах известны два важнейших для характеристики взаимоотношений животных и растений показателя: допустимый уровень изъятия растительной массы (70—75%), т. е. то изъятие, которое растительность может выносить без ущерба для своей продуктивности, и предельный уровень использования запасов растительности животными (60—70%). Сопоставление этих показателей свидетельствует, что они практически одинаковы, более того, растительность, по-видимому, способна выдерживать даже большее изъятие своей массы, чем могут изымать млекопитающие. Другими словами, предельное использование запасов растительности, на которое способны млекопитающие, не превышает уровня выносливости растительности.

Оказывается, таким образом, что растительноядные млекопитающие более чувствительны к уменьшению запасов растительности, чем сама растительность, для них чрезмерное изъятие растительной массы губительнее, чем для растительности, и они раньше реагируют на величину изъятия, снижая свою численность, мигрируя, залегая в спячку и т. д. Отсюда следует существенный вывод о том, что млекопитающие, как, вероятно, и другие животные, в большинстве сбалансированных природных экосистем не способны снизить продуктивность естественного растительного покрова¹. Продуктивность растительности таких экосистем, очевидно, не зависит от ее потребителей — растительноядных животных. Животные в силу различных причин могут лишь увеличивать продуктивность растительного покрова, но и то в пределах, обеспечиваемых ресурсами среды. Очевидно, эволюция совместных отношений животных-фитофагов и растительности шла по пути приспособления растительности к тому максимальному отчуждению, на которое способны животные. Можно заключить, что именно этот механизм предотвращает губительное действие растительноядных животных на растительность в природных экосистемах и обеспечивает сбалансированность взаимоотношений животных и растений.

РЕГУЛЯЦИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ФИТОФАГОВ

Как видно из вышеизложенного, чрезмерное увеличение численности фитофагов, по-видимому, не грозит растительности отрицательными последствиями. Этого совсем нельзя сказать о самих фитофагах, для которых перенаселение служит причиной ухудшения обеспеченности пищей и резкого сокращения численности. Такое явление невыгодно не только с точки зрения устойчивости популяции, но и нерационально со стороны освоения кормовых ресурсов и продуктивности, так как надолго выключает данную популяцию из продукционного процесса. Этому перенаселению противодействуют имеющиеся в популяциях животных приспособления и механизмы, регулирующие плотность популяции в такой степени, чтобы гарантировать обеспеченность всех особей или хотя бы ее производительной части достаточным количеством пищи. Таким образом, важным условием устойчивого и высокопродуктивного существования популяций фитофагов служит регуляция их численности, предотвращающая чрезмерно высокий рост числа особей.

Закономерности динамики численности животных и механизмы ее регуляции — один из самых сложных и дискуссионных вопросов, что, очевидно, объясняется большим разнообразием этих механизмов, различной степенью их совершенства и эффек-

¹ Имеется в виду растительное сообщество в целом, а не отдельные группы или виды растений.

тивности действия в постоянно меняющихся условиях окружающей среды.

Долгое время нерешенным оставался вопрос о ведущих регулирующих факторах динамики численности. Часть исследователей главным регулирующим фактором считала кормовые ресурсы, по мнению других, численность регулируется прежде всего под влиянием прямого действия плотности популяции вне зависимости от обеспеченности кормом или межвидовыми отношениями (хищники и паразиты). В настоящее время, считается установленным, что все регулирующие механизмы, действующие через плотность популяции, направлены на поддержание численности популяции в соответствии с кормовой емкостью среды и их действие если не сейчас, то в процессе эволюции зависело от влияния обеспеченности кормом. Так Г. А. Викторов (1971), хотя и считает, что изменения численности, обусловленные внутривидовыми механизмами регуляции, «не связаны с ухудшением трофического режима и вызываются или непосредственными контактами особей между собой, или таким же сигнальным действием продуктов или следов жизнедеятельности себе подобных» (с. 366), тем не менее признает, что адаптивный смысл таких приспособлений заключается в том, что «все они обеспечивают регуляцию численности потребителя в соответствии с наличными запасами пищи» (с. 368). По его мнению (Викторов, 1973), «внутривидовые регулирующие механизмы могут формироваться только при условии, что численность популяции достаточно часто достигала уровня, когда ощущалась нехватка жизненно важных ресурсов или пространства» (с. 102). С меньшей ясностью о том же заявляют Дэвис и Кристиан (1977) — основатели физиологической (поведенческо-эндокринной) теории регуляции популяций у млекопитающих. Они считают, что, поскольку у животных нет возможностей «оценить запас пищевых ресурсов, которые можно получить в течение года», и предвидеть возможные изменения пищевых ресурсов, «возникает социальный или территориальный статус такого типа, который в среднем в течение столетий обеспечивает достаточные пищевые ресурсы...» (с. 48). И, наконец, по мнению И. А. Шилова (1977), прямая конкуренция за пищу, поскольку она приводит к катастрофической гибели животных и поэтому невыгодна для животного мира, заменена «условной конкуренцией», т. е. конкуренцией за территорию, партнеров по размножению, социальный ранг и т. д. Он считает, что «такая форма взаимоотношений открывает возможность активного регулирования плотности населения при изменении вне- и внутривидовых условий, включающегося раньше реального истощения ресурсов среды» (с. 139). Все приведенные примеры показывают, что пищевой фактор в настоящее время признается ведущим в динамике численности животных, прежде всего в формировании приспособительных регулирующих механизмов.

Вместе с тем ошибочно относить этот фактор к регулирующим. Он лишь определяет кормовую емкость среды обитания и тем самым задает уровень оптимальной численности, но не регулирует ее¹. Регулирующие факторы — это отмеченные выше внутривидовые и межвидовые механизмы регуляции, которые активно «подгоняют» численность под кормовую емкость местообитания. Таким образом, кормовые ресурсы правильнее относить к ограничивающим факторам, среди которых могут быть и другие материальные ресурсы (убежища, места для гнездования и т. д.). Очевидно, нельзя называть этот фактор регулирующим даже в том случае, если организмы, служащие кормом, активно противостоят воздействию потребителя и тем самым, как иногда считают, регулируют его численность. На самом деле со стороны корма здесь опять же не регуляция, а всего лишь уменьшение кормовой емкости среды. Регулируют же численность, т. е. приводят ее в соответствие с изменившимися запасами пищи, другие механизмы, обычно действующие через плотность.

Особым случаем динамики численности следует считать ситуации, связанные с отсутствием эффективных регулирующих механизмов. Динамика численности в подобных ситуациях, как известно, приобретает нерегулируемый автоколебательный характер. Сам факт неуправляемой динамики численности, невыгодной для популяции, указывает на то, что здесь, очевидно, вообще нельзя говорить о регуляции численности и о каких-либо регулирующих механизмах. Для данного типа динамики численности свойственна прежде всего строгая периодичность (цикличность) колебаний, которая может быть не связана ни с какими из внешних факторов. Примеры таких колебаний численности общеизвестны, теории, их объясняющие, многочисленны и многократно описаны (см., например, Одум, 1975, с. 247—252). Заметим, лишь, что такой тип динамики численности широко распространен в природе. К нему относится описанная выше динамика численности зайца-беляка в Якутии, леммингов в тундрах, полевки Брандта в Монголии, степной пеструшки в степях Казахстана и т. д. Суть его, наиболее верно описанная Н. В. Башениной (1977), сводится к тому, что в результате ничем неограничиваемого размножения (отсутствие регулирующих механизмов) происходит перенаселение, связанное во многих случаях с истощением кормовых ресурсов и недостатком пищи. Весьма важно, что недостаток пищи, как было показано выше, может проявляться даже при кажущемся обилии корма. Физиологическое состояние животных в результате или недостатка пищи, или прямого действия высокой плотности особей ухудшается (стресс со всеми

¹ Регулятор — какое-либо явление или сила, вносящие в известную область порядок и правильность. Естественная регуляция численности животных в природе — это упорядочение, стабилизация и поддержание численности посредством каких-либо приспособлений и механизмов на уровне, не превышающем емкости среды, с целью предотвратить перенаселение.

сопровождающими его отрицательными явлениями и т. д.), что служит причиной высокой смертности, массовой гибели особей и глубокого спада численности. В дальнейшем в оставшейся части популяции происходит постепенное и длительное накопление числа особей — производителей, которые при достижении определенного уровня плотности способны дать новую быструю вспышку численности. Очевидно, для достижения этого уровня необходим определенный по продолжительности промежуток времени, что и объясняет строгую периодичность таких вспышек численности. Характерно, что течение этого процесса, по-видимому, не зависит от обилия кормовых ресурсов. Лишь высота пика численности в период массового размножения, вероятно, определяется величиной запаса кормов. Возможно, также, что ограничение дальнейшего роста численности и его спад не связаны с прямым влиянием обеспеченности пищей. Считается, например, что у леммингов в период спада численности отсутствуют признаки истощения, что не позволяет считать причиной спада недостаток кормов (Чернявский, 1975; Krebs, 1964). Тем не менее такие факты, даже если они справедливы, не меняют сути данного процесса.

Как уже упоминалось, регулирующие механизмы делятся на внутривидовые, основанные на сигнальном действии плотности популяции, и межвидовые, связанные с воздействием хищников и паразитов. По мнению Г. А. Викторова (1973, 1976), в регуляции численности фитофагов наибольшее значение имеют последние. Данный автор относит их к пассивному типу регуляции (тогда как внутривидовые — к активному). Неправильно считать данный тип регуляции абсолютно пассивным. Известно, что животные, испытывающие постоянное воздействие хищников, отвечают на него увеличением плодовитости и интенсивности размножения, что позволяет им активно снижать отрицательное действие хищников и даже выходить из-под их угнетающего прессы. Уже одно это позволяет считать, что реакция фитофагов на воздействие хищников в данном случае не является пассивной.

В настоящее время нет единого мнения в отношении роли хищников в регуляции численности. Пожалуй, лишь регулирующее значение энтомофагов по отношению к их жертвам в настоящее время признается несомненным (Викторов, 1976). Менее ясно значение хищников в регуляции численности позвоночных животных. Известны примеры катастрофического перенаселения в популяциях лесных копытных в результате исключения хищников, которые говорят в пользу эффективности этого фактора. Вместе с тем широкое распространение случаев нерегулируемой численности даже при наличии большого числа хищников показывает, что этот фактор во многих случаях не эффективен. Такая ситуация свойственна, например, динамике численности леммингов. Несмотря на наличие у этих видов многих хищников (песец, хищные птицы и др.), численность их особей периодически до-

стигает катастрофических величин. То же можно сказать и о зайце-беляке в Якутии и многих мышевидных грызунах, которым также свойственны периодические вспышки массового размножения. Именно это явление, очевидно, послужило причиной распространения в настоящее время представления о том, что действие хищников не оказывает заметного регулирующего влияния на популяции жертв. Например, Ю. Одум (1975) пишет, что «при длительном контакте паразитов и хищников с их хозяевами и добычей влияние на последних (конечно, при рассмотрении длительных промежутков времени) весьма умеренно, нейтрально или даже благоприятно» (с. 288).

Весьма многообразны по своему проявлению внутривидовые регулирующие механизмы, основанные на сигнальном действии плотности популяции. Сюда относятся различные формы территориального поведения, суть которых сводится к тому, что они обеспечивают закрепление участков территории за производительной частью особей популяции и соответственно исключают «излишних» особей из пользования кормовыми ресурсами. Сюда же относятся и различные проявления звукового, зрительного и химического общения, сигнализирующие о состоянии плотности популяции и вызывающие тем или иным путем соответствующее изменение интенсивности размножения или смертности, и т. д. Нет нужды подробно останавливаться на характеристике этих механизмов: они в настоящее время многократно и подробно описаны (Викторов, 1971, 1973; Шилов, 1977, и др.). Отметим лишь, что все они направлены, как отмечалось выше, на поддержание такой плотности популяции особей, которая не превышает емкости угодий (прежде всего кормовой емкости). Действие таких механизмов основано на прямом влиянии плотности и поэтому, вероятно, непосредственно не зависит от обеспеченности кормом. За счет этого численность особей поддерживается на более низком уровне, чем позволяют кормовые ресурсы. Примером такой регуляции, по-видимому, может служить динамика численности степного сурка на Украине. Как считает Т. А. Середнева (1978а), сигнальным действием плотности в этой популяции обладает численность особей в отдельной семье. По ее данным, в 1974 г., когда перед началом размножения (после пробуждения из спячки) число особей в семье было относительно низким (2,2 особи), вся популяция активно размножалась, несмотря на крайне плохие кормовые условия в течение всего периода размножения (март-апрель). Приплод в этом году составил в среднем 2,6 особей на 1 семью. И, наоборот, в 1975 г. при более высокой численности особей в семье (3,7) популяция практически не размножалась, несмотря на очень хорошую обеспеченность кормом весной. Приплод составил всего 0,2 особи на 1 семью. Можно предполагать, что регуляция размножения в данном случае полностью основана на сигнальном действии плотности популяции (точнее, особей в семье). Характерно, что это действие

осуществляется совершенно независимо от состояния кормовой базы. Более того, такая регуляция часто идет вразрез с обеспеченностью популяции кормом.

В целом за счет механизмов, действующих под прямым влиянием плотности популяции и независимо от текущей обеспеченности кормом, популяция как бы перестраховывается от перенаселения. Несколько проигрывая в использовании кормовых ресурсов (следовательно, в продуктивности), она выигрывает в устойчивости, избегая отрицательного действия перенаселения. По-видимому, подобные механизмы, основанные на прямом действии плотности популяции, вырабатывались в ситуации, когда ограничивающее значение для ее численности имела не текущая обеспеченность кормом, а будущая (после окончания размножения). Наверное, невозможно выработать такие приспособления, с помощью которых популяция могла бы реагировать на обеспеченность кормом «вперед», что и повлекло выработку приспособлений, не зависящих непосредственно от количества корма, но страхующих от его возможного недостатка в дальнейшем.

Следует заметить, что такие регулирующие механизмы встречаются в природе не так часто, как обычно считается. Г. А. Виктор (1976) полагает, что незначительная распространенность этих механизмов среди насекомых-фитофагов вызывается эффективным регулирующим действием хищников и паразитов, снимающим нужду в этих механизмах. Преувеличение роли такой регуляции связано также и с ошибочным представлением о том, что животные-фитофаги якобы всегда в избытке обеспечены кормом, обычно не используют его полностью и, следовательно, не зависят от него. Однако, как показано выше, неполное использование кормовых запасов еще ни о чем не говорит: даже при кажущемся обилии корма животные могут испытывать его недостаток и, следовательно, гораздо теснее зависят от обеспеченности кормом, чем это принято считать.

Широко распространенные в природе губительные для фитофагов вспышки массового размножения также неоспоримо свидетельствуют, что действие таких механизмов в данных случаях или отсутствует, или оказывается неэффективным. Совершенно очевидно, что нельзя говорить о наличии регулирующих механизмов или их эффективном действии, если динамика численности явно не подчиняется их контролю.

И, наконец, известно, что численность многих видов животных, для которых не свойственны вспышки массового размножения, как правило, изменяется адекватно изменению кормовых ресурсов как во времени, так и в пространстве. Это опять же свидетельствует о том, что регуляция численности здесь осуществляется механизмами, зависящими от обеспеченности кормом. В противном случае должен был бы существовать лишь один уровень плотности, являющийся для данных животных видоспе-

цифичным и не меняющимся при изменении кормовой базы, чего в природе обычно не наблюдается.

В заключение еще раз отметим, что регулирующие механизмы поддерживают численность популяции на таком уровне, при котором производительная часть особей обеспечивается достаточным количеством пищи. Это может сопровождаться некоторым недоиспользованием кормовых ресурсов, но зато предупреждает губительное для популяции перенаселение и тем самым обеспечивает устойчивость популяции. Однако такое явление наблюдается не всегда и присуще не всем фитофагам. Обычны случаи, когда регулирующие механизмы или отсутствуют, или их действие оказывается неэффективным, что приводит к периодическому перенаселению с последующими катастрофическими спадами численности. Использование кормовых ресурсов в целом такими популяциями оказывается незначительным из-за низкой численности особей в периоды длительных спадов.

«КОМБИНИРОВАННАЯ» ПАСТЬБА ЖИВОТНЫХ

Использование доступных запасов растительности отдельными видами фитофагов обычно не достигает максимально возможных величин. Это вызывается особым характером динамики численности таких животных, который приводит к неполному использованию кормовых запасов, о чем говорилось выше, или специализацией каждого вида на определенном наборе кормов, составляющем лишь часть продукции растительности на пастбище. Например, сурки в степях Украины потребляют в пищу лишь наиболее питательные молодые побеги и листья растений, кроме того, их численность за счет регулирующих механизмов поддерживается на более низком уровне, чем позволяют кормовые ресурсы. Все это служит причиной того, что популяция сурков использует не более 12% всего запаса растительной продукции (Середнева, Незговоров, 1977б). Суслики в полупустыне используют в пищу также только наиболее сочные и питательные части растений и поэтому осваивают не более 30—40% запасов растительности даже в годы с ее неурожаем. То же можно сказать и о домашних животных, отдельно взятые виды которых часто используют лишь небольшую часть общего набора кормов. По этой причине бедные видами сообщества животных обычно далеко не полностью осваивают кормовые запасы как в качественном, так и в количественном отношении и не достигают при их использовании допустимого уровня изъятия растительной массы.

Как в природе, так и в пастбищном хозяйстве увеличение разнообразия видов пасущихся животных ведет к более разностороннему и полному использованию растительной продукции. В саваннах Африки за счет большого разнообразия видов диких растительноядных животных, прежде всего крупных млекопитаю-

щих, достигается наивысший уровень использования всей первичной продукции саванны, включая как травянистую растительность, так и древесную (Lamprey, 1963; Bell, 1971). Такая же закономерность свойственна и домашним животным. Комбинированный выпас на пустынных пастбищах овец, лошадей, верблюдов значительно увеличивает полноту использования растительности, препятствует засорению пастбища непоедаемыми видами растений и в целом повышает кормовую емкость такого пастбища (Нечаева, 1954). По данным В. И. Евсеева (1954), растительность донниковых пастбищ при выпасе одних коров использовалась лишь на 64%, а при комбинированном выпасе коров и овец — на 88%. Кормовая емкость пастбища увеличилась при этом на 33%. На пастбищах луговой зоны емкость пастбища при совместном выпасе разных видов скота повышается по меньшей мере на 25% (Смелов, 1966; Ларин, 1969).

Характерно, что конкуренция между различными видами при таком комбинированном использовании в значительной мере исключается или, по крайней мере, снижается, поскольку каждый вид потребляет свой набор кормов, отличный от кормов других видов. По этой же причине многие дикие животные, очевидно, не являются конкурентами домашних животных.

Таким образом, разнообразие видового состава пасущихся животных выступает важнейшим условием увеличения степени освоения кормовых ресурсов и достижения предельных величин использования растительности.

Важный положительный эффект комбинированной пастьбы заключается также и в том, что она предотвращает засорение пастбищ малопоедаемыми и непоедаемыми растениями, которое обычно всегда происходит при использовании пастбищ одним или немногими видами животных. Дело в том, что при пастьбе одного вида животного преимущество в растительном покрове получают непоедаемые им сорные растения. При комбинированной пастьбе такой отрицательный эффект исключается, поскольку обеспечивается более или менее равномерное использование всего видового спектра растительности.

Кроме комбинированного выпаса, который широко распространен как в природе, так и в пастбищном хозяйстве, в настоящее время большое применение получают различные приемы загонной пастьбы домашнего скота. Загонная пастьба имеет те преимущества, что позволяет в необходимой мере регулировать режим пастьбы и добиваться максимально допустимого использования запаса растительных кормов, чередуя интенсивные, но короткие по времени периоды стравливания травостоя с периодами его отдыха и отрастания. По сути дела, с помощью загонной пастьбы искусственно регулируется пастбищное поведение животного, позволяющее достичь наиболее совершенных форм в его взаимоотношениях с растительностью. Эффект от применения загонной пастьбы достаточно велик. Например, по данным

В. И. Евсеева (1954), на степных пастбищах использование загонной пастбы увеличивало емкость угодий с 40 голов скота в день до 75, т. е. почти в два раза.

ПОТРЕБНОСТЬ ЖИВОТНЫХ В ВОДЕ КАК ФАКТОР, ОГРАНИЧИВАЮЩИЙ ОСВОЕНИЕ КОРМОВЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ РЕСУРСОВ

Особый интерес в условиях засушливых территорий представляет выяснение характера использования животными воды, которым в значительной степени определяется характер питания животных и степень освоения ими кормовых запасов. Многие виды растительноядных животных (грызуны, насекомые), как известно, удовлетворяют свои потребности в воде преимущественно за счет влаги, содержащейся в корме. По этой причине кормовой рацион таких животных в засушливый период обычно состоит из сочных растений, содержащих достаточное количество воды. Например, степной сурок питается исключительно только зелеными листьями и побегами, влажность которых не ниже 85%. Малый суслик — типичный обитатель полупустынь — в своей жизнедеятельности целиком зависит от наличия сочных растений или их частей. Раннее окончание вегетации доминирующих видов растений (конец мая — июнь) и недостаточное количество сочных поздневегетирующих видов, свойственное растительности полупустынь, обуславливает раннее залегание этих сусликов в спячку. В полупустыне Прикаспия многие особи сусликов залегают в спячку уже в мае. По этим причинам ритм жизни малого суслика в полупустыне целиком совпадает с ритмом развития растений.

Исключительно влагой растений довольствуются и грызуны — обитатели типичных пустынь. Обилие поздневегетирующих видов растений (солянки, сочные однолетники и др.), свойственное пустыням, обеспечивает животных влагой в отличие от полупустынь в течение всего летнего периода. Благодаря этому типичные обитатели пустынь — песчанки, тонкопалый суслик и другие грызуны — активны в течение всего года.

В целом, в результате того, что питание таких животных ограничивается лишь сочными растениями, а сухие и засыхающие растения не используются, процент использования этими животными растительной продукции оказывается небольшим.

Иначе обстоит дело у копытных млекопитающих. Способность к быстрым перемещениям позволяет им использовать открытые источники воды и не зависеть от наличия сочного корма. Тем не менее и они в период обилия сочных кормов обходятся без водопоев. Известно, например, что сайгаки, джейраны и другие копытные в весенний период целиком довольствуются влагой растений и не пользуются водопоями (Минервин, 1955; Банников и др., 1961). Вместе с тем в летнее время, когда

сочные корма отсутствуют или их становится мало, сайгаки вынуждены концентрироваться в местах, где имеются водопой.

Сказанное о диких копытных можно целиком отнести и к сельскохозяйственным. Например, в пустынях в весеннее время (март-апрель) при обилии сочных трав овцы редко пьют воду и даже могут обходиться совсем без нее (Нечаева, 1944; Нечаева, Мосолов, 1953; Минервин, 1955). В это время овцы получают до 850 г воды с каждым килограммом съеденной сочной травы, т. е. более 5 кг воды на 1 кг сухой массы (Нечаева, 1944). Таким образом, овцы в такие периоды не зависят от открытых водопоев, что позволяет использовать весной пастбища, удаленные от источников воды. В летнее же время овец необходимо поить ежедневно, поэтому их выпасают лишь вблизи источников воды. Вместе с тем, судя по данным, приведенным Н. Т. Нечаевой и И. А. Мосоловым (1953), В. Н. Минервиным (1955), овцы, а также и дикие копытные могут без вреда для себя обходиться совсем без водопоев и в летнее время. В этом случае они кормятся почти исключительно сочными растениями, которые они отыскивают на пастбище. Наличие в пустыне большого количества сочных хорошо поедаемых растений с летним периодом вегетации (*Salsola arbuscula*, *Haloxylon persicum*, *H. aphyllum*, *Salsola rigida*, *Euphorbia cheirolepis* и др.), влажность которых и в июле достигает 65%, позволяет этим животным даже в летнее время обходиться без воды. С этим, однако, связана та особенность, что поиски сочных кормов вынуждают овец осваивать большую пастбищную территорию, но с очень низкой эффективностью использования запаса растительности (Нечаева, 1944).

В целом, отсутствие водопоев в летнее время ограничивает набор используемых в пищу видов растений и служит причиной слабого освоения растительных кормовых ресурсов. В то же время наличие водопоев позволяет животным использовать в пищу сухие растения, что значительно увеличивает эффективность освоения запаса растительности и повышает кормовую емкость угодий.

ОПТИМАЛЬНАЯ ЧИСЛЕННОСТЬ

Поддержание оптимальной плотности популяции фитофагов выступает важнейшим фактором их устойчивого и высокопродуктивного существования. Оно предотвращает губительное для животных истощение кормовых ресурсов и вместе с тем обеспечивает возможно более полное освоение запасов растительности. Выше было показано, каково биологическое значение оптимальной численности в природных популяциях животных и какими путями достигается этот уровень. Не меньшее значение проблема оптимальной численности имеет и в практике хозяйственной деятельности человека, прежде всего в пастбищном животноводстве и в охотничьем хозяйстве. В отношении сельскохозяйственных животных методы определения оптимальной числен-

ности в настоящее время достаточно хорошо разработаны. Как известно, оптимальная численность животных устанавливается прежде всего в соответствии с кормовой емкостью среды и, таким образом, задается запасами корма в окружающей среде. В пастбищном хозяйстве кормовая емкость пастбища, выраженная в числе пасущихся животных, определяется обычно на основании запаса кормов, его питательной ценности и потребности каждого животного в питательных веществах (см. «Справочник...», 1966, с. 504; Ларин, 1969, с. 549; Демин, 1973). Например, пастбищная площадь, необходимая для одной овцы, определяется следующим образом: $W = N \cdot t / P$, где W — площадь пастбища (в га), необходимая для выпаса одной овцы в течение сезона; N — норма кормления одной овцы в день (в кг); t — число дней в сезоне; P — поедаемый запас кормов для расчетного сезона (цит. по Морозовой, 1972; с. 113).

Необходимо заметить, что при определении запаса кормов в данном случае устанавливается фактически поедаемая часть этого запаса, которая, как было показано выше, обычно не превышает 60—70% валового запаса кормов. От себя заметим также, что в эту величину попадает обычно большое количество кормовых остатков (до половины общей величины отчуждения), которые еще более снижают фактическую величину потребляемой массы. Очевидно, на кормовые остатки необходимо вносить соответствующую поправку при определении «поедаемого» запаса кормов и кормовой емкости угодий.

Определение запаса кормов обязательно сопровождается оценкой их питательности и энергоемкости. Для этого измеряется содержание питательных веществ (белков, жиров, углеводов и др.), их переваримость (усвояемость организмом) и энергетическая ценность. Такие определения проводятся в разные периоды вегетации растений и в разные сроки пастбы животных.

Экспериментальным путем устанавливается потребность животных в питательных веществах, при этом учитывается физиологическое состояние животных (репродуктивный период, рост, лактация и т. д.)¹. На основании полученных данных производится точный расчет поголовья, которое может быть обеспечено полноценным питанием при имеющемся запасе пастбищных кормов.

Методы определения кормовой емкости угодий для диких животных разработаны значительно слабее. Для установления оптимальной плотности (кормовой емкости угодий) в охотничьем хозяйстве используются косвенные показатели, характеризующие состояние популяции животных (Юргенсон, 1959, 1973). Ухудшение состояния популяции служит свидетельством того,

¹ Для этой цели используются многочисленные табличные данные о питательности тех или иных кормов и потребности в них различных животных (например, Демин, 1973).

Т а б л и ц а 35

Зависимость показателей плодовитости лосей от плотности популяции (Канаков, 1975)

Плотность населения на 1000 га	Число эмбрионов		Число яловых самок, %
	на половозрелую самку	на беременную самку	
2,2	0,82	1,33	35
4,0	0,90	1,40	35
7,6	1,12	1,55	27
12,0	0,78	1,37	41

что численность особей достигла предельного уровня. Для этой цели обычно применяют показатели плодовитости, упитанности особей, соотношения полов и т. д. Та численность особей, при которой состояние популяции характеризуется наилучшими показателями, считается оптимальной. Установлено, например, что в Калининской обл. наивысшие показатели плодовитости лосей наблюдаются при плотности популяции 7,6 особей на 1000 га (табл. 35). Очевидно, данный уровень численности и следует считать оптимальным.

Однако данный способ определения оптимальной плотности нельзя признать совершенным. Он, например, мало пригоден при неустойчивом уровне кормовых запасов. По-видимому, в условиях высокоорганизованного охотничьего хозяйства правильнее пользоваться более совершенными способами установления оптимальной численности и кормовой емкости пастбищ, применяемыми в пастбищном животноводстве. Дело, однако, в данном случае осложняется тем, что при высоком уровне численности диких животных начинает сказываться их отрицательное действие на различные отрасли хозяйственной деятельности человека. Широко известен в настоящее время вред диких копытных лесному хозяйству, сайгака и дикого северного оленя пастбищному животноводству и т. д. Очевидно, в таких случаях расчет оптимального поголовья должен учитывать интересы других отраслей хозяйственной деятельности человека и исходить из такой максимально допустимой плотности поголовья, которая не наносит ущерба хозяйственной деятельности человека.

* * *

Обобщая сказанное в данной главе, еще раз отметим, что животные-фитофаги располагают на пастбищах строго определенным количеством растительных ресурсов, которое всегда меньше валового запаса кормов. Ограничение устанавливается независимо от самих животных и не может быть преодолено ими. Предельная величина освоения кормовых ресурсов обычно

не превышает 60—70%. Такое ограничение обеспечивает устойчивость растительного покрова к воздействию фитофагов: та часть растительности, которая остается на корню, достаточна, чтобы обеспечить максимально возможную в данных условиях первичную продуктивность.

Полное и, следовательно, наиболее рациональное освоение каждой популяцией этого доступного для них запаса растительных кормов возможно лишь при оптимальной численности особей. Поскольку поддержание оптимальной численности сопряжено с необходимостью предсказывать состояние кормовых ресурсов на будущее, что является для природных популяций практически неразрешимой задачей, вырабатывались приспособления, ограничивающие численность независимо от наличных запасов корма. Такие приспособления могут служить причиной явного недоиспользования кормов. Популяции в этом случае гарантированы от перенаселения и хотя теряют при этом в численности (продуктивности), но зато выигрывают в устойчивости. В целом, как при наличии таких приспособлений, так и при их отсутствии, освоение кормовых ресурсов оказывается неполным. Этот недостаток компенсируется усложнением структуры сообществ фитофагов. Здесь, как и в растительных сообществах, видовое разнообразие организмов обеспечивает максимальное освоение доступного запаса кормов, достигающее в условиях большинства экосистем пастбищных типов 60—70% валового урожая растительности. Такое использование обеспечивает абсолютный максимум вторичной продукции в природных экосистемах.

ИНТЕНСИВНОСТЬ ПИТАНИЯ И ПЕРЕРАБОТКА ЖИВОТНЫМИ ПОТРЕБЛЕННОЙ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ВО ВТОРИЧНУЮ

Следующий этап продукционного процесса непосредственно связан с преобразованием первичной продукции во вторичную и зависит прежде всего от интенсивности питания животных, т. е. от количества потребляемого в единицу времени корма каждой особью, и от эффективности переработки потребленной растительной массы в ткани тела и другие формы органики, т. е. во вторичную продукцию. Лишь небольшая часть потребленного корма преобразуется во вторичную продукцию, основная его масса частично выводится организмом наружу в виде непереваренных и неусвоенных остатков, частично расходуется организмом на поддержание жизни и рассеивается в виде продуктов распада органики в окружающей среде.

ИНТЕНСИВНОСТЬ ПОТРЕБЛЕНИЯ КОРМОВ

Согласно современным представлениям, количество потребляемого млекопитающими корма контролируется энергетическими потребностями организма и изменяется в соответствии с изменением интенсивности метаболизма этих животных. Показано, например, что потребление пищи некоторыми видами грызунов меняется пропорционально изменению калорийности этой пищи (Stueck et al., 1977; Kanarek et al., 1977), или устанавливается в зависимости от физиологического состояния животного, в частности увеличивается в период беременности и лактации (Stebbins, 1977). Та же закономерность свойственна жвачным животным как диким, так и сельскохозяйственным, а также и птицам (Потребность жвачных..., 1968; Дольник, 1975; Milne et al., 1976).

Между тем трудно представить, чтобы в природной обстановке с обычно напряженным режимом питания, острой пищевой конкуренцией и частыми периодами явного недостатка пищи животные строго ограничивают питание своими потребностями, т. е. поддерживают потребление пищи на оптимальном уровне. Из практики животноводства известно, что при кормлении вволю даже нелактирующие животные потребляют в три раза больше пищи, чем им необходимо для поддержания потребности (Мак-Дональд и др., 1970). То же свойственно и диким: например, кроты при кормлении вволю съедают кормов в 3—5 раз

больше своих потребностей (40 г дождевых червей или мясного фарша вместо 8—12 г), при этом быстро жиреют, увеличивая вес в 1,5 раза, и погибают (Александрова, 1968). Можно предполагать на основании этого, что не во всех случаях и не всегда интенсивность потребления пищи подчиняется контролю со стороны энергетического состояния организма. Очевидно, интенсивность питания многих видов не регулируется потребностями самого организма и может устанавливаться независимо от них. В этом случае предел потреблению при избытке пищи, очевидно, ставится физиологическими возможностями органов пищеварения. В природных условиях, где запас корма часто ограничен, размер потребления, как мы отмечали выше, устанавливается в зависимости от состояния кормовых ресурсов: при уменьшении обилия корма в окружающей среде его потребление снижается, при увеличении до определенного уровня — растет. Совершенно очевидно, что количество потребляемого корма в этом случае в среднем соответствует потребностям животных, в противном случае их существование здесь было бы невозможным.

Интенсивность потребления корма, отнесенная к единице веса тела, неодинакова у разных видов животных и изменяется в соответствии с их массой: чем мельче животное, тем выше относительный уровень их питания (табл. 36). Характерно, что эта же закономерность свойственна и разновозрастным особям одного и того же вида: по мере увеличения массы особей с возрастом относительная величина потребления пищи несколько уменьшается (Дмитроченко, 1968; Kleiber, 1956; Buchner, Golley,

Т а б л и ц а 36

Зависимости интенсивности питания растительноядных млекопитающих от их веса при кормлении вволю

Вид	Вес особи, г	Суточное потребление одной особью		Источник
		г, сухой вес	% к весу особи	
Рыжая полевка	20	3,7	18,5	Абатуров (неопубл.)
Желтогорлая мышь	35	6,5	18,5	Абатуров, Кузнецов, 1976а
Полевка Брандта	50	12,5	25,0	Абатуров (неопубл.)
Малый суслик	170	30	17,0	Абатуров, Кузнецов, 1976а
Большая песчанка	270	12	4,4	Абатуров (неопубл.)
Степной сурок	4 600	108	2,3	Середнева, Незговоров, 1978б
Сайгак	11 300	437	3,8	Абатуров (неопубл.)
Косуля европейская	30 000	670	2,2	Смирнов, 1978
Лось	250 000	6 465	2,6	Иванова, Вебер, 1977
Слон африканский	3 990 000	42 600	1,1	Petrides, Swank, 1965

1967). Так у степных сурков при увеличении веса с возрастом в 4 раза (с 1200 до 4600 г) уровень потребления пищи при кормлении вволю уменьшается в 1,5 раза (рис. 11); у свиней при увеличении веса в 5 раз относительный уровень питания уменьшается в 2 раза (рис. 11).

Чем объясняются такие различия в интенсивности питания между особями разного возраста? Существующее мнение, что эти различия связаны с разным уровнем метаболизма крупных

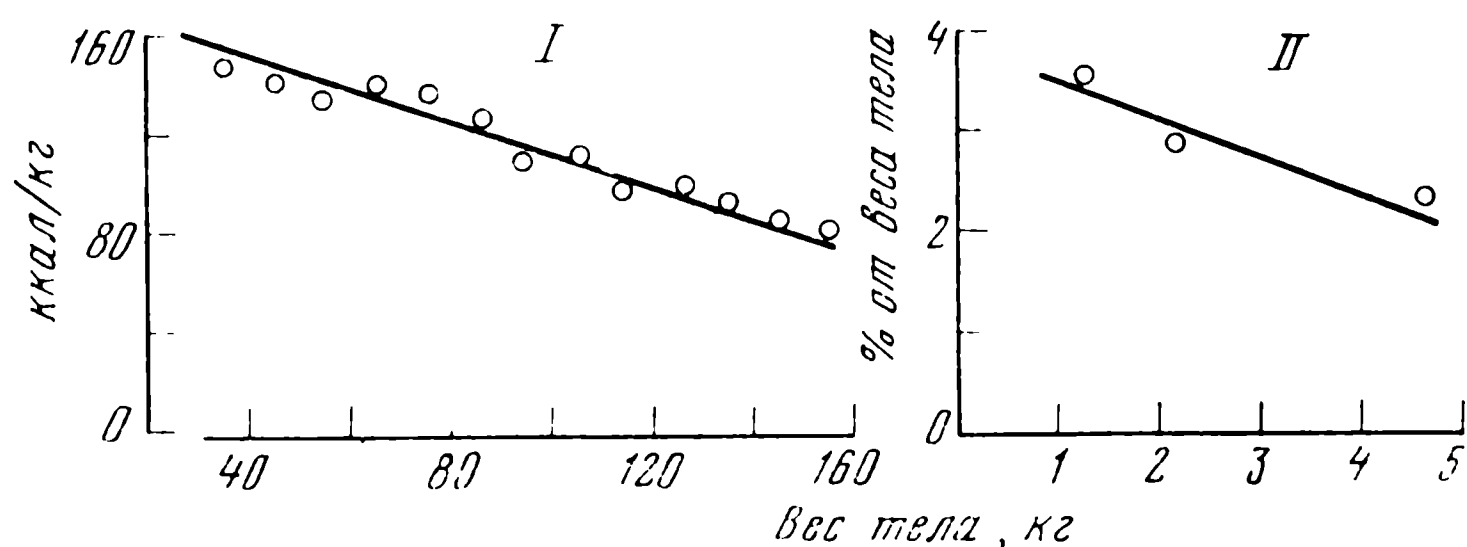


Рис. 11. Изменение интенсивности потребления корма в зависимости от изменения веса тела с возрастом

I — у свиней (ккал на 1 кг живого веса тела за сутки) (по Дмитроченко, 1966); II — у сурков (% от веса тела за сутки) (по данным Середневой, Незговорова, 19776)

и мелких животных, т. е. с разными энергетическими потребностями, вряд ли что-нибудь проясняет. Мы уже отмечали выше, что уровень потребления пищи при кормлении вволю может и не соответствовать потребностям. Вполне вероятно, что такие различия вызываются неодинаковыми функциональными возможностями пищеварительного тракта и органов потребления у молодых и взрослых животных, которые в свою очередь обусловлены различиями в размерах животных. Известно, что при увеличении любого тела, в том числе и организма животного, его линейные размеры увеличиваются в меньшей степени, чем его вес (объем). Отсюда следует, что молодые особи с меньшим весом обладают более высокими относительными размерами как пищеварительного тракта, так и органов потребления пищи и, следовательно, имеют более высокие физиологические возможности потребления и переработки корма. Можно допустить, что за счет этого при кормлении вволю они получают некоторое преимущество перед взрослыми особями крупных размеров и потребляют соответственно больше пищи по отношению к весу тела.

ПЕРЕВАРИМОСТЬ И УСВОЕНИЕ КОРМА

У разных видов растительноядных животных, использующих в пищу различные по составу корма, в процессе пищеварения усваивается неодинаковый процент потребленного корма. Круп-

ные копытные, основной корм которых состоит обычно из грубого, богатого клетчаткой растительного материала, переваривают чаще всего 60—70% этой пищи (иногда только 40%, табл. 37). Количество непереваренных остатков соответственно достигает в таких случаях 30—40% и более. При использовании более питательных кормов их переваримость возрастает. Тем не менее грубые корма — характерная пища большинства копытных и поэтому указанные величины переваримости свойственны данной группе животных.

Грызуны, обычно имеющие возможность выбора наиболее питательных кормов, как правило, усваивают более высокую долю потребленной пищи. Так, например, переваримость растительной пищи у малого суслика составляет 80%, у степного сурка — 76%, у обыкновенного хомяка — 75—80%. У мышевидных грызунов она достигает 95%, а у нутрии даже 99% (табл. 37). Вместе с тем у многих грызунов, использующих малопитательные корма (вегетативные части трав), коэффициент переваримости корма низкий. Например, переваримость сена у кроликов составляет всего 43%, трав у водяной полевки — 55%, у лемминга обского — 43% и т. д. Характерно, что при использовании более питательных кормов переваримость пищи у этих же видов значительно повышается: для трав у кроликов — до 79%, моркови у водяной полевки — до 91% и т. д. (табл. 37).

Наиболее низкие величины переваримости свойственны насекомым-фитофагам. Например, у различных гусениц чешуекрылых она колеблется в пределах 26—39%, и лишь у некоторых достигает 49%, у саранчевых составляет 37%, у личинок пилильщиков — 49% (табл. 37).

Различные виды животных обладают специфическими приспособлениями, направленными на увеличение переваримости корма. Жвачные животные, питающиеся обычно грубыми, трудно переваримыми кормами, имеют сложно устроенный желудок, в котором особо важную роль в переработке пищи играют микроорганизмы, в большом количестве населяющие пищеварительный тракт. Известно, что на долю переработки микроорганизмами у жвачных приходится около 70% общего переваривания в пищеварительном тракте этих животных (Мак-Дональд и др., 1970).

Многим растительноядным млекопитающим (зайцеобразные, некоторые грызуны) свойственна так называемая копрофагия, т. е. поедание и повторное пропускание через пищеварительный тракт своих фекалий (Калугин, 1974; Наумова, 1974). Очевидно, эту особенность следует считать важным приспособлением, позволяющим полнее использовать питательные вещества, поступающие в организм с кормом. Достаточно сказать, что у кроликов фекалии, используемые повторно («мягкие» фекалии), содержат 28,5% протеина, тогда как конечные (непоедаемые «твердые» фекалии) — всего 9,2% (Наумова, 1974).

Таблица 37

Потребление и усвоение кормов растительными животными

Животное	Корм	Потребле- ние в сутки, г (сухой вес)	Перева- римость, % к по- треблению	Источник
Н а с е к о м ы е				
Гусеницы бабочек	Трава	—	26—49	Шовен, 1953
Саранчевые	»	—	37	Wiegert, 1965
Личинки пилиль- щиков	Листья ив в тундре	—	49	Богачева, 1974
П т и ц ы				
Утки (домашние)	Зерно пшеницы и яч- меня	—	73—81	Томме, Мартыненко и др., 1970
Куры (домашние)	Зерно овса	—	64	Там же
То же	Зерно пшеницы и яч- меня	—	86	»
М л е к о п и т а ю щ и е				
Крупный рогатый скот	Пастбищные травы	—	52—76	Томме, Ксанфопуло, Сементовская, 1953
Овцы	Пастбищные травы	—	40—76	Там же
Северные олени	Осока	—	52	Томме, Мартыненко, 1970
То же	Пушица	—	77	Там же
»	Листья ивы	—	85	»
»	Ягель	—	82	Иванова, Вебер, 1977
Лоси (зимой)	Сосновые ветки	—	53	Там же
Лоси зимой	Березовые и сосновые ветки	3700— 4100	48	Кузнецов, 1976а
летом	Листья деревьев и травы	6900— 8300	84	Там же
То же	Травы	—	69	Иванова, Вебер, 1977
Сурок степной	Степные травы	108	76	Середнева, 1977б
Суслик малый	Пастбищные травы	30	80	Абатуров, Кузнецов, 1976
Кролики	Травы	—	79	Томме, Мартыненко, 1970
То же	Сено	—	43	Там же
»	Зерно ячменя	—	73	»
Нутрия	Картофель	—	90	»
То же	Травы	—	57	»
Хомяк обыкновен- ный	Зерно	—	75—80	Ердаков, 1972
Водяная полевка	Травы	—	55	Drozdz et al., 1971
То же	Морковь	—	91	Там же
Полевка Брандта	Луговые травы	8,3—15,9	63	Абатуров, неопубл.
Рыжая полевка	Листья одуванчика	2,1—4,2	78—83	Там же
То же	Семена подсолнечника лущеные	1,0—1,7	91—95	»

Т а б л и ц а 37 (окончание)

Животное	Корм	Потребле- ние в сутки, г (сухой вес)	Перева- римость, % к по- треблению	Источник
Полевка-экономка	Травы	—	61—91	Gebczynska, 1970
Большая песчанка	Зерно овса и морковь	7,6—14,9	86—94	Абатуров, неопубл.
Полевая мышь, лес- ные полевки	—	—	74—94	Grodzinski, 1971
Лемминг обский	Травы	8—17	43—61	Токмакова, 1974

Помимо потерь с непереваренными остатками, значительная часть потребленных веществ теряется также в виде недоокисленных продуктов распада органики, выделяемых из организма с мочой (недоокисленные соединения азота и углерода), и в виде метана, образующегося в желудке жвачных в результате брожения пищевой массы. Потери энергии с недоокисленными соединениями в моче составляют у млекопитающих около 2—6% от валовой энергии корма, с метаном до 6—7% (Мак-Дональд и др., 1970; Демченко, 1972). Таким образом, количество усвояемой млекопитающими энергии корма за счет этих процессов оказывается приблизительно на 10% ниже, чем переваримой.

В целом потери с неусвоенными веществами в пересчете на углерод и азот достигают у млекопитающих следующих величин: с непереваренными остатками теряется 30—40% потребленного углерода, 25—30% азота, с метаном — около 3% углерода, с мочой — 6% углерода (табл. 38). Величина усвоения (пере-

Т а б л и ц а 38

Баланс углерода и азота в организме кролика и коровы
(по Томме, 1949; Демченко, 1972)

Показатель	Кролик			Корова (лактующая)		
	Углерод, %	Азот, %	Энергия, %	Углерод, %	Азот, %	Энергия, %
Принято с кормом	100	100	100	100	100	100
Выделено с калом	44	32	46	34	26	31
» с мочой	6	50	3	6	54	4
» с метаном	—	—	—	3	—	6
» с CO ₂	46	—	45	45	—	37
Выделено всего	96	82	94	88	80	78
Отложено в организме	5	18	6	—	—	—
Выделено с молоком	—	—	—	17	23	22

варимости) растительного корма оказывает большое влияние на эффективность преобразования потребленной пищи во вторичную продукцию. Чем меньше доля потребленного корма теряется с непереваренными (неусвоенными) остатками, тем выше эффективность создания вторичной продукции. Наивысшие потери с этой точки зрения среди фитофагов свойственны насекомым, наименьшие — большинству грызунов.

РАСХОДЫ ЭНЕРГИИ НА ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

Общие траты энергии на жизнедеятельность складываются обычно из расходов на основной обмен и на те виды жизнедеятельности, которые связаны с механической работой, терморегуляцией, пищеварением и т. д. Основной обмен, т. е. обмен в состоянии полного покоя организма и при исключении пищеварительных процессов (при голодании), у животных сопряжен с теплоотдачей, которая является функцией поверхности тела. Как известно, почти у всех млекопитающих эта величина в расчете на единицу поверхности тела практически одинакова, однако в зависимости от массы тела закономерно изменяется (табл. 39). Та же закономерность свойственна и особям одного вида при изменении их веса с возрастом: у молодых животных с меньшим весом основной обмен (метаболизм), отнесенный к единице веса тела, всегда выше, чем у взрослых животных с большим весом. Так, например, у овец при увеличении веса с возрастом в 10—12 раз относительная интенсивность метаболизма соответственно уменьшается в 4 раза (рис. 12).

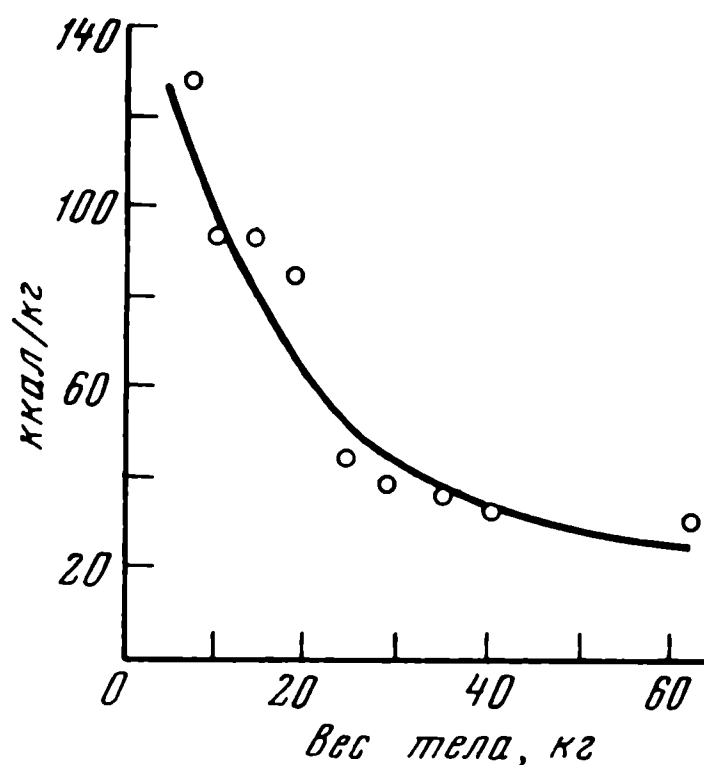
Траты на основной обмен дополняются тратами на различные виды деятельности. В частности, значительная часть энергии потребленного корма сразу же расходуется на переваривание и усвоение пищи (специфическое динамическое действие пищи). Эти траты составляют до 90% по отношению к энергии основного обмена (Томме, 1949).

Т а б л и ц а 39
Зависимость основного обмена от размеров организма
(по Слониму, 1961)

Организм	Вес тела, кг	Основной обмен, ккал/сутки		Организм	Вес тела, кг	Основной обмен, ккал/сутки	
		на 1 кг веса тела	на 1 м² поверхности тела			на 1 кг веса тела	на 1 м² поверхности тела
Лошадь	441	11,3	948	Кролик	2,3	75,1	776
Свинья	128	19,1	1078	Гусь	3,5	66,7	969
Человек	64,3	32,1	1042	Курица	2,0	71,0	943
Собака	15,2	51,5	1039				

Наибольший расход энергии связан с мышечной работой животных (ходьба, бег, сбор и пережевывание пищи и т. д.). Например, овцы на передвижение по пастбищу расходуют по 0,6 ккал на 1 кг живого веса на 1 км пути, т. е. овца весом 50 кг должна затратить на 1 км пути 30 ккал. В целом известно, что увеличение затрат пасущихся сельскохозяйственных животных за счет мышечной активности составляет 25—100% от уровня основного обмена (Мак-Дональд и др., 1970).

Рис. 12. Изменение основного обмена (ккал на 1 кг живого веса) у овец в зависимости от изменения веса тела с возрастом (по книге «Потребность жвачных животных...», 1968)



Большое влияние на величину мышечного расхода энергии оказывают кормовые условия, в частности обилие корма на пастбище. Недостаток корма или его малое количество вынуждает животных затрачивать больше энергии на передвижение. И наоборот, его обилие сокращает непродуктивные траты энергии на поиски и сбор корма. Интересно, что, например, в практике каракулеводства считается невыгодным снижение двигательной активности овец при обилии корма, так как это ведет к ухудшению качества каракульских смушек на фоне общего увеличения продуктивности овец (Кошевой, 1975). В этом случае считается выгодным на богатых кормом пастбищах вынуждать овец активнее и больше двигаться во время пастбы, увеличивая их ежедневный пастбищный путь. Если при пастбе на богатых пастбищах они проходят за 1 день 5 км, то для увеличения энергетических трат до необходимого размера необходимо преодолевать расстояние в 18 км. Используя приведенные выше величины о тратах одной овцы на передвижение по пастбищу, можно рассчитать, что расход энергии в этом случае увеличивается с 150 до 540 ккал в сутки.

У диких животных траты на мышечную активность также велики. Мышевидные грызуны только на грызение и другие виды движения затрачивают 60% энергии сверх расходов на основной обмен (Башенина, 1977). В целом, очевидно, у диких животных, в том числе у диких копытных, такие траты энергии должны быть гораздо выше, чем у домашних в связи с более сложными

условиями поиска и сбора корма, защиты от хищников и неблагоприятных внешних воздействий, которые в случае с домашними животными человек обычно берет на себя. В конечном итоге это должно выражаться в уменьшении продуктивности диких животных по сравнению с домашними.

На величину трат энергии оказывают влияние и климатические условия (температура внешней среды). Как повышенная температура среды, так и пониженная требуют дополнительных трат энергии или для отведения излишнего тепла, или для дополнительной теплопродукции и тем самым увеличивают общий расход энергии. По этой причине траты энергии в разные сезоны неодинаковы.

Сезонные изменения величин расхода энергии вызываются также чередованием различного физиологического состояния животных по отдельным периодам годового цикла (беременность, лактация, половая активность, спячка и т. д.). В период беременности траты энергии у кроликов увеличиваются на 8—14%, лактации — на 23—25% (Томме, 1949). Значительно возрастают траты энергии и у самцов в период половой активности. Так по сравнению с кастрированными животными их обмен больше на 6—11%, а расход энергии на одну садку у баранов составляет 126,8 кал (Томме, 1949).

Многие дикие млекопитающие в зимнее время при недостатке корма проводят значительную часть времени в малоактивном (неподвижном) состоянии, предельно сокращая этим траты энергии. В крайней форме это свойство зимоспящим млекопитающим, которые за счет малой подвижности и снижения температуры тела, уменьшают не только расход энергии на двигательную активность, но и на основной обмен. Например, у сусликов расход энергии в активном состоянии составляет 51—147 ккал в сутки, тогда как в спячке уменьшается до 2 ккал, т. е. в 25—70 раз (Кузнецов, 1976б). В меньшей степени это свойственно и другим млекопитающим, несколько снижающим зимой уровень основного обмена, но вместе с тем остающимся в активном состоянии.

Все потери потребленного вещества, суммируясь, составляют весьма значительную долю общего потребления вещества и энергии (табл. 38). Оставшиеся неизрасходованными вещества используются для образования вторичной продукции и откладываются в организме (ткани тела) или выделяются в виде молока и других продуктов.

НАКОПЛЕНИЕ ВТОРИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ

Величина вторичной продукции зависит от соотношения между валовым количеством потребленного органического вещества и суммой его потерь в организме в результате жизнедеятельности. А именно, количество продукции животного равно величии-

не потребленного корма минус потери: $P = C - R - F$, где P — продукция; C — потребление; R — метаболизм; F — экскременты (Петрусевич, 1967). Из этого равенства следует, что вся энергия, содержащаяся в корме сверх потерь, откладывается в организме в виде продукции.

Распространено мнение, что отложение продукции — свойство лишь растущих или лактирующих организмов. По прекращении роста и лактации отложение продукции замедляется или прекращается совсем. Отсюда считается, что продуктивность молодых интенсивно растущих особей значительно выше, чем взрослых, прекративших рост. На этом основании делается вывод, что «чем животное старше, тем меньше окупаемость потраченного на него корма, больший процент его расходуется на поддержание жизнедеятельности, а не на создание биомассы» (Дежкин, 1975, с. 59). Соответственно и эксплуатацию промысловых популяций животных рекомендуется проводить таким образом, чтобы оставлять молодых животных, наиболее эффективно использующих корма.

Как следует из приведенного выше равенства, уменьшение продуктивности животных возможно лишь при условии, что с возрастом организма или увеличиваются потери энергии в виде неусвоенных веществ, или возрастает метаболизм, или снижается интенсивность питания. Только в этом случае количество продукции по отношению к потребленному корму (продуктивность) действительно будет ниже. Между тем переваримость кормов, как известно, не зависит от возраста (Томме и др., 1953), интенсивность метаболизма, как было показано выше, с возрастом не только не увеличивается, а даже снижается; интенсивность питания (по отношению к весу тела) действительно несколько снижается (при кормлении вволю), но это снижение невелико и компенсируется уменьшением интенсивности метаболизма (см. рис. 11, 12). Все это заставляет по-иному взглянуть на возрастные особенности накопления продукции животными¹.

Согласно представлениям о закономерностях роста животных, привес животных уменьшается с возрастом и при завершении роста падает до нуля. Отсюда казалось бы следует, что отложение продукции присуще лишь растущим животным. На самом деле это не так, поскольку образование продукции лишь частично отражается в росте животных. Покажем это на некоторых примерах.

По нашим данным, полученным на примере малых сусликов и степных сурков, как молодые, так и взрослые особи ежегодно образуют продукцию (привес) (табл. 40). У взрослых особей, как у сусликов, так и у сурков, этот привес составляет 50—70%

¹ Низкая продуктивность нелактирующих взрослых особей, известная из практики животноводства, вызывается искусственным снижением уровня кормления, который устанавливается на основании потребностей (метаболизма) животных, а не их «аппетита».

Таблица 40

Продукция популяций малого суслика и степного сурка
(по Абатурову, Кузнецову, 1976б; Середневой, Незговорову, 1977а)

Год	Чистый вес особи, г		Привес, г	Числен- ность особей на 1 га	Продукция популяции (привес за год)	
	пробуждение	залегание в спячку			кг/га (сырой вес)	% к биомассе при пробуж- дении
Малый суслик						
1971	148	$\frac{219}{0}$	$\frac{71}{0}$	$\frac{66}{0}$	$\frac{4,7}{0}$	$\frac{48}{0}$
1972	134	$\frac{210}{0}$	$\frac{76}{0}$	$\frac{44}{0}$	$\frac{3,3}{0}$	$\frac{57}{0}$
1973	171	$\frac{251}{142}$	$\frac{80}{142}$	$\frac{11}{29}$	$\frac{0,8}{4,2}$	$\frac{47}{219}$
Степной сурок						
1974	2700	$\frac{4400}{1900}$	$\frac{1700}{1900}$	$\frac{2,6}{3,1}$	$\frac{4,4}{5,9}$	$\frac{63}{84}$
1975	2500	$\frac{4400}{1900}$	$\frac{1900}{1900}$	$\frac{4,4}{0,2}$	$\frac{8,4}{0,4}$	$\frac{76}{43,6}$

Примечание. В числителе — взрослые особи, в знаменателе — молодые (сеголстки).

начального веса (весной перед началом активного периода годового цикла). Характерно, что среди млекопитающих это широко распространенное и, очевидно, закономерное явление. Оно свойственно, в частности, и диким копытным, у которых взрослые особи увеличивают вес от весны к осени приблизительно на 25—30%. Сказанное дает основание считать, что образование привеса (продукции) свойственно не только растущим особям, но и взрослым, прекратившим рост. Данный привес представляет собой, по сути дела, резервные запасы энергии, необходимые животному для поддержания жизнедеятельности в зимний период года при недостатке кормов. А поскольку, согласно основной формуле продуктивности, величина продукции равна усвоенному корму минус затраты на жизнедеятельность, то, следовательно, и резервные вещества, используемые в дальнейшем на жизнедеятельность, казалось бы не могут быть отнесены к продукции популяции животных (Петрусевич, 1967). С этим нельзя согласиться, если речь идет о популяции в целом. Во-первых, эти резервные вещества, создаваемые всей популяцией, используются на поддержание жизнедеятельности лишь частично. Некоторую часть их в виде отдельных особей можно изъять без ущерба для популяции и, следовательно, в этом случае резервные вещества должны быть отнесены к категории «продукция»

популяции. Во-вторых, и у растущих особей часть привеса также представляет собой резервные вещества, которые расходуются в неблагоприятный период. Это характерное свойство многих млекопитающих, присущее не только зимоспящим видам. Известно, что у молодых особей копытных млекопитающих даже на первом году жизни зимой не только приостанавливается рост, но даже снижается вес. Например, 9—11-месячные особи сайгаков в январе — марте весят на 4,0—4,5 кг меньше, чем 7-месячные (Банников и др., 1961).

Можно заключить, таким образом, что привес молодых (растущих) особей в значительной своей части не имеет принципиального отличия от привеса взрослых и должен быть как в том, так и в другом случае отнесен к категории «продукция» животного. Если же говорить о той части привеса, которую следует относить к расходам на жизнедеятельность, то, очевидно, здесь нужны какие-то другие критерии для ее вычленения.

Далее, на основании тех же закономерностей роста животных считается, что скорость образования привеса и его эффективность по отношению к потребленному корму с возрастом уменьшается. Действительно, это справедливо, если прирост выражается в весовых показателях. Например, по нашим данным, у малых сусликов темп привеса взрослых особей по весу почти в два раза ниже, чем у молодых (3,0 г в сутки вместо 1,2—1,8 г у взрослых). Еще более убедительно это выглядит при сравнении затрат корма на создание продукции. Взрослые особи малых сусликов затрачивают на создание 1 г привеса 25 г растительной пищи, тогда как молодые — 10 г, у сурков соответственно 10—12 и 6—7 г (табл. 41). Однако весовые показатели не отражают истинной (энергетической) стоимости привеса. Это связано с различиями в составе привеса молодых и взрослых особей. Прежде всего, для привеса молодых особей всегда характерно более высокое содержание воды, что снижает энергетическую ценность привеса, и, самое главное, значительно меньше жира — наиболее энергоемкой части привеса (табл. 42). Считается, что «привесы молодых животных почти неизменно содержат некоторое количество жира, а привесы животных в старшем возрасте полностью состоят из жира по достижении ими зрелости» (Мак-Дональд и др., 1970, с. 293). По этой причине содержание энергии в единице привеса у 6-месячных овец в 1,5 раза меньше, чем у взрослых.

Как показали специальные измерения, годичный привес взрослых особей (старше года) у степных сурков почти полностью состоит из жира (94—98%), тогда как в привесе молодых (сеголеток) его содержание составляет всего 48—54% (Сегеднева, Незгоров, 1977а). Если выразить привес в энергетических показателях, то затраты корма на его создание у молодых и у взрослых особей окажутся практически одинаковыми (табл. 43). Более того, если учесть, что у молодых особей

Таблица 41

Эффективность образования продукции малыми сусликами и степными сурками в весовых показателях (по Абатурову, Кузнецову, 1976; Середневой, Незговорову, 1977а)

Год	Потреблено корма, кг/га (сухой вес)	Усвоено корма, кг/га	Продукция			Затрачено корма на 1 г вторичной продукции в сыром весе
			кг/га сухой вес	% к потреб- ленному корму	% к усво- енному корму	
Малый суслик						
1971	$\frac{119}{0}$	$\frac{95}{0}$	$\frac{4,2}{0}$	$\frac{3,5}{0}$	$\frac{4,4}{0}$	$\frac{25,3}{0}$
1972	$\frac{79}{0}$	$\frac{63}{0}$	$\frac{3,0}{0}$	$\frac{3,8}{0}$	$\frac{4,8}{0}$	$\frac{23,9}{0}$
1973	$\frac{63}{43}$	$\frac{50}{34}$	$\frac{2,2}{1,5}$	$\frac{3,5}{3,5}$	$\frac{4,4}{4,4}$	$\frac{12,6}{10,2}$ (25,0)
Степной сурок						
1974	$\frac{61,8}{15,3}$	$\frac{45,9}{10,8}$	$\frac{6,1}{2,3}$	$\frac{9,8}{15,0}$	$\frac{13,3}{21,3}$	$\frac{10,1}{6,7}$ (12,2)
1975	$\frac{70,7}{1,1}$	$\frac{53,2}{0,8}$	$\frac{7,0}{0,2}$	$\frac{9,9}{18,2}$	$\frac{13,2}{25,0}$	$\frac{10,1}{5,5}$ (10,1)

Примечание. В числителе — показатели для всей популяции; в знаменателе — для молодых особей; в скобках — для взрослой части популяции.

Таблица 42

Изменение состава привеса и содержания в нем энергии у овец в зависимости от возраста (по Мак-Дональду и др., 1970)

Возраст, месяцы	Химический состав привеса, %				Содержание энергии, ккал/г
	вода	протеин	жир	зола	
6,0	57,9	15,3	24,8	2,2	3,32
11,3	48,0	16,3	32,4	3,1	3,94
24,7	25,1	15,8	52,8	6,2	4,97

часть продукции создается за счет материнского питания и, следовательно, должна быть отнесена к продукции взрослых, то молодые особи по затратам корма, возможно, даже превзойдут взрослых.

Таким образом, продуктивность животных с возрастом не уменьшается, как этого следовало бы ожидать, исходя из закономерностей роста животных¹. При этом не уменьшается ни аб-

¹ О том же пишет П. В. Демченко (1972): «Существующее мнение о высокой энергии роста только молодых животных, способных давать высокие привесы, которые с возрастом снижаются, неправильно» (с. 178).

Таблица 43

Эффективность образования продукции малыми сусликами
и степными сурками в энергетических показателях (рассчитано по данным
Абатурова, Кузнецова, 1976б; Середневой, Незговорову, 1977б)

Год	Корм		Продукция			Затрачено ккал на 1 ккал продукции
	потреблено, тыс. ккал/га	усвоено, тыс. ккал/га	тыс. ккал/га	% к потреб- ленному корму	% к усвоен- ному корму	
М а л ы й с у с л и к						
1971	$\frac{535,5}{0}$	$\frac{427,5}{0}$	$\frac{39,9}{0}$	$\frac{7,5}{0}$	$\frac{9,3}{0}$	$\frac{13,4}{0}$
1972	$\frac{355,5}{0}$	$\frac{283,5}{0}$	$\frac{28,5}{0}$	$\frac{8,0}{0}$	$\frac{10,0}{0}$	$\frac{12,5}{0}$
1973	$\frac{283,5}{193,5}$	$\frac{225,0}{153,0}$	$\frac{17,3}{10,6}$	$\frac{6,1}{5,4}$	$\frac{7,7}{6,9}$	$\frac{16,3}{18,2}$ (13,4)
С т е п н о й с у р о к						
1974	$\frac{278,1}{68,9}$	$\frac{206,6}{48,6}$	$\frac{54,4}{18,3}$	$\frac{19,6}{26,6}$	$\frac{26,3}{37,6}$	$\frac{5,1}{3,8}$ (5,8)
1975	$\frac{318,2}{5,0}$	$\frac{239,4}{3,6}$	$\frac{65,1}{1,5}$	$\frac{20,5}{30,0}$	$\frac{27,2}{41,6}$	$\frac{4,9}{3,3}$ (4,9)

Примечание. См. табл. 41.

солютный размер прироста продукции (в энергетических показателях), ни эффективность его образования (отношение продукции к потребленному корму). Меняется лишь форма продукции и ее назначение (для роста, для отложения резервов энергии, для выкармливания молодняка и т. д.).

Какова же по имеющимся данным эффективность образования продукции различными животными? Мы уже отмечали выше, что отложение продукции определяется разницей между потребленным кормом и его потерями в организме, прежде всего потерями в виде неусвоенных остатков и расходов. У различных животных наблюдается разное соотношение между потреблением корма и его тратами в процессе жизнедеятельности, что находит отражение в относительной величине накопленной продукции. Особенно отчетливые различия наблюдаются между пойкило- и гомотермными животными. При оценке продукции по отношению к усвоенному корму величина откладываемой продукции у пойкилотермных оказывается значительно выше, чем у гомотермных. В частности, насекомые используют на образование продукции около 30—40% усвоенной энергии, тогда как млекопитающие лишь 1—2% (табл. 44). Это связано с тем, что обменные процессы теплокровных, направленные на поддержание постоянной температуры тела, протекают более интенсивно и тем самым вызывают более высокий расход энергии и соответ-

Т а б л и ц а 44

Эффективность создания продукции по отношению к потребленному и усвоенному корму

Животное	Вторичная продукция		Автор
	% к усво- енному корму	% к по- треблен- ному корму	
Н а с е к о м ы е			
Саранчевые солончаковых болот	36,7	—	Smalley, 1960 (цит. по Wiegert, Evans, 1967)
Саранчевые залежных и люцер- новых полей	35—39	10—13	Wiegert, 1965 (цит. по Macfa- dyen, 1967)
Пенницы (<i>Philaenus spumarius</i> L.) люцерновых полей	42	16	Wiegert, 1964 (цит. по Macfa- dyen, 1967)
М л е к о п и т а ю щ и е			
Африканский слон (<i>Loxodonta africana</i>) в саваннах	1,46	—	Patrides, Swank, 1965 (цит. по Wiegert, Evans, 1967)
Водяной козел (<i>Adenota kob tho- masi</i>) в саваннах Африки	1,46	—	Büchner, Golley, 1967 (цит. по Wiegert, Evans, 1967)
Мыши на залежных полях	1,79	—	Odum, Connel, Davenport, 1962 (цит. по Wiegert, Evans, 1967)
Красная полевка (<i>Clethrionomys rutilus</i>), тайга, Аляска	2,03	1,7	Grodzinski, 1971
Красная белка (<i>Tamiasciurus hudsonicus</i>), там же	1,5	1,20	Тот же
Полевка-экономка (<i>Microtus oeconomus</i>), там же	2,4	1,6	
Северная летяга (<i>Glaucomys sa- brinus</i>), там же	1,3	1,1	
Бурозубка (<i>Sorex cinereus</i>), там же	0,8	0,7	
Рыжая полевка (<i>Clethrionomys glareolus</i>) и желтогорлая мышь (<i>Apodemus flavicollis</i>), буковые леса, Польша	2,65	2,23	Grodzinski, Bobek, D'ozdz, Gorecki, 1969/70

ствующее снижение количества отложенной продукции. В данном случае теплокровные, приобретая высшее совершенство в использовании среды и получая больше возможностей противостоять воздействию неблагоприятных факторов, теряют в продуктивности (Шварц, 1973). Надо заметить, что указанное преимущество пойкилотермных значительно уменьшается при пересчете образуемой продукции на валовое количество потребленного корма. Если эффективность накопления продукции у млекопитающих остается практически на прежнем уровне, то у насекомых снижается с 35—40 до 10—16% (табл. 44). Это объясняется более высокими потерями потребленной пищи у насе-

комых в виде непереваренных остатков. Как показано выше, с непереваренными остатками у млекопитающих теряется всего 10—30%, тогда как у насекомых не менее 60—70%.

В целом, если рассматривать только млекопитающих, то можно заключить, что эффективность образования вторичной продукции у них составляет около 1—2% по отношению как к усвоенному корму, так и к потребленному (табл. 44). Исключение, по-видимому, составляют некоторые зимоспящие виды, например, сурки и суслики, которые за 2—6 месяцев активного периода в году создают по отношению к энергии потребленного корма от 6—8% (суслики) до 20% (сурки) продукции (табл. 43). Следует заметить, что в эти величины входит и та часть продукции, которая затем используется особями на поддержание жизнедеятельности в период зимней спячки. Известно, что особи малых сусликов в период спячки теряют ежедневно от 0,16 до 1,2% веса тела (Калабухов, 1956). В разных частях ареала малых сусликов суточные потери веса особей изменяются приблизительно в этих же пределах (Кузнецов, 1976б; Филиппчук, 1973). В целом за период спячки каждая особь теряет около 70—80 и даже 90 г накопленной массы (Кузнецов, 1976б), т. е. потери веса составляют как раз ту величину, которая соответствует привесу взрослых особей популяции за активный период года (табл. 40). Совершенно очевидно, что нельзя относить к продукции популяции привес тех особей, которые должны быть оставлены в популяции как производители. В то же время все остальные особи вместе с привесом, образуемым ими, могут быть изъяты из популяции и составляют продукцию популяции. По нашим данным, на долю этой части продукции у малых сусликов приходится около 60—80% общего привеса популяции перед залеганием в спячку (Абатуров, Кузнецов, 1976б) и составляет около 4,2 кг/га (сырой вес). Эффективность накопления продукции снижается таким образом, у сусликов с 6—8 до 3—4% по отношению к потребленному корму, у сурков приблизительно с 20 до 10%.

Интересно отметить, что максимально возможная (потенциальная) продуктивность млекопитающих, выражаемая в количестве создаваемой продукции по отношению к потребленному корму, в искусственных условиях может достигать значительно более высоких величин, чем это наблюдается у животных в естественных природных условиях. Так, при достаточно высокой интенсивности питания и предельном снижении энергетических затрат животного эффективность накопления вторичной продукции достигает у коров почти 50% от энергии усвоенной пищи (табл. 45).

В природной обстановке достижение такой высокой эффективности образования продукции, по-видимому, невозможно, так как прежде всего невозможно достичь столь больших величин интенсивности питания всех особей популяции. Как показано

Т а б л и ц а 45

**Эффективность накопления продукции коровами (возраст 31—39 месяцев)
в зависимости от уровня питания (по Демченко, 1972)**

Количество усвоенной пищи, тыс. ккал в сутки на голову	Продукция, % от усвоенной пищи	Продукция, ккал в сутки на голову	Потери энергии (теплопродукция), ккал в сутки
22—24	14,9	3 387	18 613
26—28	28,6	7 659	18 343
32—34	33,1	11 054	21 000
34—36	45,2	15 833	18 000
36—38	42,8	15 899	20 000
38—40	42,9	16 630	21 000
40—42	49,4	20 003	20 000
44—46	42,8	19 497	25 000
46—48	48,2	23 397	23 000

П р и м е ч а н и е. Потери энергии рассчитаны нами по разнице между количеством усвоенной и отложенной энергии.

выше, количество потребляемой пищи в природе — величина строго ограниченная, зависящая чаще всего от запасов корма в окружающей среде. Кроме того, сам процесс сбора пищи требует больших затрат энергии, поэтому увеличение объема потребляемой пищи всегда сопровождается здесь увеличением количества непродуктивных трат энергии. И самое главное, в природе, очевидно, нет нужды в создании каждой особью избыточных количеств продукции (за исключением отмеченного выше случая с зимоспящими млекопитающими). Каждая особь ограничивается минимальным количеством создаваемой продукции, идущей на рост, на образование резервных питательных веществ (жир) и на выкармливание молодняка (молоко). При избыточном количестве корма его использование идет не по пути увеличения эффективности образования продукции за счет потребления дополнительного количества корма, а по пути увеличения числа особей, при котором потребляемый корм расходуется на рост и, следовательно, эффективность при этом остается на оптимальном уровне (1—2% к потребленному корму).

Представляет интерес сравнить продуктивность диких и сельскохозяйственных животных. Можно предполагать, что сельскохозяйственные животные всегда, даже при содержании на подножном корму (в пастбищных условиях), отличаются более высокой продуктивностью, т. е. способностью более эффективно использовать потребленный корм для создания продукции. И дело здесь не в том, что они могут потреблять больше корма (при ограниченных пастбищных кормовых запасах это преимущество не действует) и не в генетически закрепленной отбором более высокой продукционной способности, а в освобождении животных от значительной части энергетических расходов, которые человек берет на себя, направляя тем самым

энергию потребленного корма на образование продукции. Например, как отмечалось выше, сельскохозяйственные животные почти полностью освобождаются от энергетических трат, связанных с поисками корма, с защитой от врагов, непогоды и т. д. Более низкая продуктивность диких связана также и с более высокими величинами их смертности, а следовательно, с потерями продукции, которые в практике животноводства обычно сводятся к минимуму. При оценке в денежном выражении продукция диких всегда дешевле, так как затраты на ее получение обычно очень невелики. Однако с точки зрения продуктивности (эффективности использования пастбищного корма) дикие, по-видимому, значительно проигрывают. При этом достижение высоких величин продуктивности, свойственных животноводству, должно потребовать при культивировании диких промысловых животных не меньших, а скорее всего даже больших затрат, которые, увеличив продуктивность, вместе с тем увеличат и стоимость продукции. Существующие в настоящее время представления о более высокой продуктивности диких промысловых животных и рекомендации о переводе пастбищного хозяйства на разведение последних (см. обзор: Насимович, 1970), очевидно, требуют более глубоких научных обоснований.

* * *

Эффективность переработки потребленной первичной продукции во вторичную — важнейший показатель продуктивности животных. Наибольшие показатели эффективности свойственны домашним животным, у которых траты энергии на жизнедеятельность сведены до минимума, а интенсивность питания достигает максимальных величин. В этом случае эффективность образования продукции может быть доведена до 50% к усвоенной части пищи. Среди диких животных наибольшие показатели продуктивности свойственны, очевидно, пойкилотермным растительноядным животным (насекомым), для которых характерны относительно небольшие энергетические траты. Отношение величины накопленной ими продукции к усвоенной части пищи составляет у них 30—40%. Однако очень низкие величины переваримости значительно снижают эту эффективность, доводя ее до 10—16% к потребленному корму. У диких теплокровных эффективность накопления продукции составляет обычно 1—2% к величине потребления.

Образование продукции не связано только с ростом животного, как это обычно считается, и свойственно как молодым (растущим), так и взрослым (закончившим рост) особям. Эффективность образования продукции не зависит и от возраста.

В природных условиях оптимальной эффективностью образования продукции для большинства млекопитающих следует считать величины порядка 1—2%. Более высокая эффективность, по-видимому, не нужна, более низкая губительна.

ОСВОЕНИЕ ВТОРИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ В ЭКОСИСТЕМАХ

Как известно, в природе значительная часть биомассы, создаваемой растительноядными животными, используется хищниками и, таким образом, передается на другие трофические уровни. То же самое касается и воздействия человека, использующего продукцию животных для своих нужд. И в том, и в другом случае из популяций животных изымается часть биомассы в виде некоторого количества особей.

Как отмечалось выше, изъятие части популяции при ее чрезмерной плотности позволяет избавиться от «излишних» особей, увеличивающих плотность популяции сверх кормовой емкости местообитания. Таким образом, в этом случае изъятие некоторой части особей может не только не оказывать отрицательного воздействия на состояние и продуктивность популяций животных, но быть даже необходимым для многих из них. На этом принципе основывается стратегия эксплуатации человеком популяций как диких, так и сельскохозяйственных животных.

Теоретические принципы такой эксплуатации в настоящее время в общем решены или по крайней мере намечены пути их решения (Гаузе, 1938; Уатт, 1971). Ключевым моментом рациональной эксплуатации является точное знание величины допустимого (оптимального) изъятия особей из эксплуатируемых популяций. Как отмечает Г. Ф. Гаузе (1938), «наибольший улов мы можем получить в том случае, если производим отлов животных с определенной оптимальной (и при этом далеко не малой) интенсивностью. Если интенсивность лова будет больше оптимальной, то это в конце концов приведет к снижению уловов, если же интенсивность лова будет меньше оптимальной, то мы не получим всей той продукции, которую данная популяция может нам дать» (с. 426). В целом допустимая норма изъятия — это максимальный урожай, который может быть изъят из популяции без нарушения ее способности компенсировать путем размножения потерянную при сборе урожая биомассу (Уатт, 1971). Как же устанавливается такой предел изъятия и каковы могут быть подходы к его определению?

Нет сомнения, что в естественной природной обстановке при изъятии хищниками особей из популяций своих жертв действует тот же механизм ограничения, который свойствен растительноядным животным при использовании запасов раститель-

ности. А именно, снижение численности жертв ниже критического для хищников уровня должно сопровождаться таким увеличением времени и энергетических трат на добычу жертвы, которое не окупается добытой пищей (Ивлев, 1944). По этой причине даже при кажущемся обилии пищи хищник может испытывать ее недостаток. Известно, например, что горноста́й для добычи 1—2 грызунов должен преодолеть расстояние до 3 км, хотя на его участке обитает до 3,5—7 тыс. особей этих грызунов (Руковский, 1974). То же свойственно, по данным этого автора, и другим хищникам. Снижение числа жертв затрудняет их добычу. Из сказанного следует, что хищники могут использовать запасы своих жертв только до определенного критического для хищников уровня. По словам Н. В. Башениной (1977), они «не могут уничтожить кормовых животных полностью, так как при приближении последних к минимуму численности затрата энергии на отлов не оправдывается. Хищники прекращают его и переходят на замещающие корма, при общей депрессии откочевывают или гибнут» (с. 291). Показано, например, что канюк прекращает добывать обыкновенную полевку при снижении ее численности до 5 особей на 1 га (Башенина, 1977), а снижение численности обыкновенной и пашенной полевки с 36,3 до 4,0 особей на 1000 м² вызывало уменьшение их встреч в погядках канюка с 69,6 до 22,9% (Mebs, 1964), т. е. интенсивность питания этими видами снижалась у канюка в 3 раза; в степях Нагорного Карабаха при численности общественной полевки 20—25 экз/га хищники их практически не добывали (Кадочников, 1953) и т. д.

Интересно, что сходный механизм ограничения характерен и для паразитов при заражении ими популяции своих хозяев. Показано, например, Т. М. Гурьяновой (1973), что паразиты рыжего соснового пилильщика даже при их очень большой численности, когда они могли заразить значительно больше личинок, чем их имелось, на самом деле предельно заражали только лишь 63—84%. Незараженными оставались 16—37% личинок. Причина этого кроется в том, что по мере уменьшения числа незараженных личинок уменьшается и вероятность их заражения. Паразиты в этом случае чаще находят уже зараженных личинок и повторно (часто по нескольку раз) откладывают на них яички, чем незараженных, обнаружение которых все более затрудняется по мере снижения их числа.

Таким образом, насколько труднее становится хищнику найти жертву при уменьшении численности последних, настолько снижается у паразита вероятность заразить незараженных особей при снижении их доли. В том и другом случае автоматически ставится предел использованию хищниками своих жертв, паразитами своих хозяев. Этим механизмом предотвращается полное использование хищниками и паразитами эксплуатируемых ими популяций. Нужно отметить, однако, что описанный механизм не исключает действия и других ограничивающих факторов.

Данных о том, какую часть популяции своих жертв используют хищники, в настоящее время очень мало. Имеются расчетные данные, показывающие, например, что популяция степного орла при естественной численности (9 пар на 4800 га) использует 3,6—4,6% популяции малых сусликов в Казахстане (Тюреходжаев, 1973). Показано также, что популяция водяной полевки в Барабинской степи используется всеми хищниками за лето не более чем на 10% (Данилов, 1965¹, Пантелеев, 1968¹). Та же величина отмечается для хищных птиц (дневные хищники и совы) при использовании ими грызунов в саваннах Африки (Brown, 1963¹). Более высокие величины изъятия несколькими видами хищников отмечались в популяции калифорнийской полевки: изъятие составляло в разные годы от 5 до 26% (Pearson, 1964¹). Таким образом, приведенные данные свидетельствуют об относительно небольших величинах изъятия хищниками особей своих жертв.

Как же реагируют популяции животных на тот уровень изъятия их особей, который свойствен их хищникам? Выше мы отмечали, что изъятие части особей оказывает положительное воздействие на оставшихся особей, улучшая их обеспеченность пищей, повышая плодовитость и т. д. Известно, например, что выход соболей на пару взрослых особей в слабоопромышляемых популяциях соболей в 10 раз ниже, чем в нормально опромышляемых (Корсаков, Ларин, 1970). То же характерно и для других промысловых животных (белка, бобр, заяц-русак и др., см. Дежкин, 1976, с. 79—80). При эксплуатации популяции не только увеличивается плодовитость, но и снижается уровень естественной смертности. В специальном эксперименте с изъятием части особей, проведенном на лабораторной популяции белых мышей, показано, что при максимальном изъятии особей (67,4% к общему числу имевшихся животных) смертность особей составила всего 34%, тогда как при полном отсутствии изъятия возросла до 90% (Walkowa, 1969/1970; 1971).

Очевидно, характер реакции тех или иных животных на изъятие части особей из их популяций зависит от воспроизводительной способности популяции. Известно, что воспроизводительный потенциал разных видов животных изменяется в широком диапазоне, соответственно ему меняется и способность особей восполнять убыль популяции (табл. 46). Показано, также, что допустимое промысловое изъятие из популяции белок в хвойных лесах юга Восточной Сибири должно составлять 70—75% всех особей (Павлов, 1974), из популяции речных бобров в европейской части СССР — 20—30% (Кудряшов, 1973; Григорьев и др., 1974; Голодушко, 1975), лося — 10—20 (Язан, 1967), глухаря — 25—30% (Романов, 1974), малого суслика — 60% (Абатуров, Кузнецов, 1976б). Важно отметить, что указанные

¹ Цит. по Башениной, 1977.

Таблица 46

Уровень ежедневного изъятия, который полностью компенсируется размножением у разных видов животных (по Уатту, 1971)

Животное	Изъятие, %	Животное	Изъятие, %
Синие мухи	99	Мучной хрущак	13
Дафнии	23	Гуппи	2

величины изъятия свойственны популяциям лишь при условии, что численность особей находится на оптимальном уровне.

Специальные эксперименты по изъятию части популяции лабораторных мышей также показали, что биомасса популяции не уменьшается при изъятии до 31—35%, особей (Walkowa, 1969, 1970, 1971). Можно заключить, таким образом, что изъятие той части особей, убыль которых может быть компенсирована за счет воспроизводства или снижения смертности особей в популяции, не оказывает на нее отрицательного воздействия. По-видимому, в процессе совместной эволюции потребителей и потребляемых организмов последние приспосабливались к той максимальной величине изъятия, на которую способны потребители. За счет этого достигается равновесие между потреблением корма и его восполнением в используемых хищниками и паразитами популяциях и тем самым предотвращается деградация всей системы. Вероятно, это общая закономерность, свойственная взаимоотношениям потребителей и потребляемых организмов на всех трофических уровнях от растений до хищных животных.

Говоря о взаимной приспособленности потребителей и потребляемых организмов, необходимо особо подчеркнуть, что высшее совершенство во взаимоотношениях этих групп живых организмов достигается только в том случае, если численность потребляемых организмов не просто восполняется, а сохраняется на уровне, соответствующем кормовой емкости среды. Только в этом случае можно считать, что продуктивность потребляемых организмов не снижается. Если, например, численность потребляемых животных поддерживается хищниками на постоянно более низком уровне, чем позволяют запасы корма, то следует говорить о снижении продуктивности этой популяции. И, наоборот, недостаточное освоение хищниками популяции жертв приводит к перенаселению последних, за которым также следует снижение их продуктивности.

Все сказанное относится к естественным механизмам, обеспечивающим возможность наибольшего использования продукции, создаваемой животными. Очевидно, по тому же принципу должна строиться и эксплуатация популяций животных челове-

ком. В данном случае важнейшая задача заключается в определении оптимальной численности эксплуатируемых животных и допустимого уровня изъятия их особей (более подробно см. Шварц, Михеева, 1976; Дежкин, 1976). Как отмечалось выше, оптимальной должна быть такая численность, которая находится в соответствии с емкостью среды (прежде всего с кормовой емкостью), а допустимым — такое изъятие, при котором число остающихся особей соответствует оптимальной численности. Очевидно, именно при оптимальной численности популяция будет производить максимальное число особей, которое можно затем изымать без ущерба для популяции. Известно, что пока не достигнут допустимый уровень изъятия, его дальнейший рост будет увеличивать плодовитость и тем самым повышать продуктивность эксплуатируемой популяции, но превышение этого уровня сверх допустимого ведет к снижению числа производителей и вызывает быстрый упадок популяции и ее деградацию (Уатт, 1971). Очевидно, максимально допустимый уровень изъятия соответствует и максимальной продуктивности популяции, т. е. позволяет получить максимальное количество продукции.

Однако определение оптимальной плотности и «излишка» особей осложняется тем, что плодовитость оставшейся части особей зависит еще и от их возрастной, а также половой структуры (Шварц, 1969; Уатт, 1971). Это явление связано с тем, что особи разного возраста отличаются разной плодовитостью. Поэтому возникает необходимость соблюдать такой характер изъятия, при котором возрастная и половая структура оставшейся части популяции при том же размере оптимальной численности обеспечивала бы наивысшую плодовитость. Установлено, что при промысле кабанов сеголетки должны составлять 65—75% общего изъятия, годовалые и старше — 15—20%, взрослые самцы и самки — 5% (не более 10%) (Briedermann, 1970). При таком возрастном соотношении изымаемых особей наблюдается наивысшая продуктивность популяции.

Таким образом, определение допустимого изъятия сводится, прежде всего, к установлению оптимальной численности популяции с учетом ее оптимальной структуры. Это относится в целом как к популяциям диких животных, так и домашних.

Зная оптимальную плотность эксплуатируемой популяции (емкость угодий), можно рассчитать и допустимую величину изъятия. То количество особей, которое превышает оптимальную плотность, очевидно, составляет прирост популяции и может быть изъято. Эта величина и составляет допустимую норму изъятия и определяет выход вторичной продукции. Такое изъятие не только не снижает продуктивности популяции, но и поддерживает ее в наивысшем состоянии, соответствующем емкости кормовых угодий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биологическая продуктивность, т. е. способность живых организмов создавать продукцию, выражается в показателях эффективности продукционного процесса, представляющих собой отношение количества созданной продукции к тем или иным материально-энергетическим ресурсам окружающей среды. Формирование биологической продукции — многоступенчатый биологический процесс. Каждый его этап представляет собой трофическое взаимодействие отдельных составляющих: растительности с косной средой и солнечной энергией, растительноядных животных (фитофагов) с растительностью, фитофагов с хищниками (паразитами).

Взаимодействие растительности с ее материально-энергетическими ресурсами, завершающееся фотосинтезом и образованием органических соединений (первичной продукции), в настоящее время наиболее изученный этап биопродукционного процесса. Можно считать установленным, что объем создаваемой растениями продукции при условии оптимальной структуры фитоценозов, обычно свойственной естественным природным экосистемам, определяется количеством тех или иных материально-энергетических ресурсов среды (углекислый газ, вода, минеральное питание, солнечная энергия). Такая зависимость обуславливается тем, что потенциальная способность растительности создавать продукцию всегда выше, чем возможности среды обеспечить создание этой продукции, и в природе никогда полностью не реализуется. Зная наличный запас главнейших (лимитирующих) ресурсов в тех или иных экосистемах, можно заранее предсказывать первичную продуктивность или устанавливать продукционные возможности этих экосистем.

Взаимоотношения фитофагов и растений относятся к самостоятельному разряду отношений типа «потребитель — корм» и аналогичны отношениям «хищник — жертва», «паразит — хозяин». Характер этих взаимосвязей определяется соотношением между силой трофического воздействия фитофагов и степенью устойчивости растений к этому воздействию. Сила воздействия фитофагов ограничивается в природе защитными приспособлениями растений (ядовитость, шипы, колючки и т. д.), самими животными в результате регуляции численности или автоматически при снижении количества потребляемого растительного корма до критического для животных уровня. В случае расти-

тельноядных млекопитающих такое ограничение устанавливается обычно на уровне 60—70% от урожая растительных кормов на пастбищах. Растительность в условиях пастбищ приспособлена к такому уровню изъятия своей массы и сохраняет свою продуктивность на прежнем уровне. Предпосылкой этой устойчивости служит то обстоятельство, что реальная продуктивность растений в природе всегда ниже их потенциальной продуктивности, достигаемой лишь при полном избытке материально-энергетических ресурсов, т. е. только в искусственных условиях. Если снижение потенциальной продуктивности растений, вызываемое отчуждением растительной массы, не опускается ниже продуктивности, ограничиваемой ресурсами среды и свойственной данному местообитанию, то такое отчуждение не оказывает отрицательного воздействия на реальную продуктивность растительного покрова и соответствует допустимому отчуждению. Очевидно, изъятие 60—70% надземной фитомассы, которого могут достигать пастбищные животные, как раз соответствует такому допустимому изъятию. Именно этот механизм регулирует характер отношений фитофагов и растительности и определяет устойчивость данной системы.

Важное значение во взаимоотношениях фитофагов и растительности имеют механизмы регуляции численности фитофагов, которые направлены на поддержание оптимальной численности животных и предотвращают губительное для популяции действие внутривидовой конкуренции за пищу и пространство. Однако у многих видов отсутствуют действенные механизмы такой регуляции, что вызывает нерациональный тип динамики их численности и недоиспользование кормовых ресурсов в продолжительные периоды спадов численности, вызванные конкуренцией.

Трофическое взаимодействие фитофагов и растений завершается образованием вторичной продукции. Эффективность этого процесса в природных условиях низка: накопление продукции составляет всего лишь 1—2% от потребленной млекопитающими растительной массы. Остальная часть потребленного корма частично теряется в виде неусвоенных остатков пищи, частично используется на поддержание жизнедеятельности. В условиях животноводства показатели продуктивности могут быть значительно выше, что объясняется снижением до минимальных величин энергетических трат животных и увеличением интенсивности питания каждой особи. Однако такое повышение продуктивности требует значительных хозяйственных затрат со стороны человека и существенно повышает стоимость получаемой продукции.

Дальнейший и в значительной степени завершающий этап биопродукционного процесса в экосистемах связан с передачей определенной части созданной фитофагами продукции на другие трофические уровни. Его закономерности воплощаются во взаимоотношениях типа «хищник — жертва». Все сказанное выше о взаимодействии фитофагов и растительности в значительной

степени свойственно и отношениям хищников и их жертв, другими словами, отмеченные закономерности являются, очевидно, общими для отношений типа «потребитель — корм». В природных популяциях при изъятии особей растительноядных животных хищниками оптимальная величина изъятия устанавливается, по-видимому, по тому предельному изъятию, на которое способны хищники. В данном случае изъятие хищниками особей своих жертв ограничивается за счет тех же механизмов, которые описаны выше для взаимодействия фитофагов с растительностью. Можно предполагать, что и здесь эволюция взаимоотношений развивается по пути приспособления жертв (фитофагов) к тому наибольшему изъятию их массы, на которое способны их потребители. Одно из таких приспособлений, как известно, связано с увеличением плодовитости, которое дает возможность фитофагам выносить без ущерба для своей продуктивности значительный пресс хищников. Очевидно, в случае успешного действия данных приспособлений хищники не снижают продукционной способности популяций своих жертв даже при максимальном изъятии, на которое они способны. Вместе с тем это изъятие в результате высокой плодовитости становится необходимым условием нормального существования таких популяций, предотвращающим губительное для них перенаселение. Продуктивность популяций фитофагов поддерживается за счет этого на уровне, обеспечиваемом их кормовыми ресурсами. То изъятие, к которому приспособились фитофаги, по-видимому, определяет и уровень их эксплуатации человеком. Изымаемая таким образом продукция представляет собой в итоге ту конечную продукцию, которая и отражает вторичную продуктивность пастбищных экосистем.

Все сказанное в данной работе позволяет заключить, что взаимосвязи отдельных составляющих биопродукционного процесса отличаются строгими количественными зависимостями. В процессе эволюции экосистем вырабатывается такой характер этих взаимоотношений, который позволяет создавать максимальное количество биологической продукции на всех этапах биопродукционного процесса. К этим особенностям относится, в частности, способность организмов на каждом трофическом уровне использовать весь разнообразный спектр источников питания, что достигается за счет многообразия видового состава (жизненных форм) организмов. Сюда же следует отнести и общее свойство организмов ограничивать потребление корма, а также способность выдерживать без снижения продукционной способности максимальное изъятие своей массы, на которое способны потребители. Эти особенности обеспечивают, с одной стороны, максимально возможное использование потребителями своих ресурсов питания и, с другой, предупреждают снижение продуктивности потребляемых организмов и деградацию всей системы. В результате действия этих приспособлений зависимости между трофически связанными элементами экосистемы на

всех уровнях приобретают односторонний характер: продуктивность растительности зависит от материальных и энергетических ресурсов среды, фитофагов — от растительности, хищников — от их жертв и т. д. Обратные зависимости, сопряженные с ухудшением продуктивности потребляемых организмов, в ненарушенных сбалансированных экосистемах благодаря этим приспособлениям ограничиваются или даже полностью снимаются.

В настоящее время известно, что формирование первичной продукции в большинстве экосистем пастбищных типов характеризуется линейной зависимостью от материально-энергетических ресурсов среды и прежде всего от обеспеченности растений влагой. Формирование продукции на других трофических уровнях, как видно из всего сказанного, очевидно, также линейно зависит от ресурсов питания, предоставляемых предыдущим трофическим уровнем. Отсюда следует, что и выход вторичной продукции в той же степени зависит от исходных в экосистеме ресурсов среды и определяется в первую очередь гидрологическим режимом данных экосистем.

Можно заключить, таким образом, что продуктивность всей экосистемы, в том числе вторичная продуктивность, задается количеством ресурсов среды, максимальное использование которых в процессе создания биологической продукции служит предпосылкой такого же максимального выхода вторичной продукции. Знание характера зависимостей между отмеченными выше составляющими биопродукционного процесса, а также количества исходных ресурсов среды, которыми определяется течение данного процесса (элементы минерального питания, вода, свет, тепло) позволит предсказывать теоретически возможную продуктивность данных экосистем, в том числе и выход вторичной продукции. Для этого необходимо комплексное изучение всех составляющих биопродукционного процесса от абиотических компонентов окружающей среды до высших форм биологической продукции.

В целом, учитывая, что количество материально-энергетических ресурсов в окружающей среде — величина относительно постоянная, а эффективность их использования и преобразования живыми организмами в биологическую продукцию в природных условиях также более или менее постоянна, можно говорить о таком же постоянстве создаваемой в экосистемах продукции. Следует отметить, что представления о постоянстве биологической продуктивности окружающей среды, в том числе биосферы в целом, о прямой зависимости продуктивности от ресурсов среды были сформулированы еще В. И. Вернадским (1954), который считал, что поскольку количество элементов питания, ограничивающих размножение живых организмов на Земле, — величина постоянная, постольку постоянно на Земле и количество живого вещества.

- Абатуров Б. Д.* О влиянии степных пеструшек на почвы.— Почвоведение, 1963, № 2, с. 95—100.
- Абатуров Б. Д.* Влияние деятельности степной пеструшки на почвенный и растительный покров сухих степей Казахстана.— Бюл. МОИП, отд. биол. биол., 1964, 69, вып. 6, с. 24—35.
- Абатуров Б. Д.* Роль животных-землероев в перемещении химических веществ в почве.— В кн.: Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973, с. 5—11.
- Абатуров Б. Д.* О механизмах естественной регуляции взаимоотношений растительных и млекопитающих и растительности.— Зоол. журн., 1975, 54, вып. 5, с. 741—751.
- Абатуров Б. Д.* Почвообразующая роль животных в биосфере.— В сб.: Биосфера и почвы. М.: Наука, 1976, с. 53—69.
- Абатуров Б. Д., Девярых В. А., Зубкова Л. В.* Роль роющей деятельности сусликов (*Citellus pygmaeus* Pall.) в перемещении минеральных веществ в полупустынных почвах Заволжья.— Почвоведение, 1969, № 12, с. 93—99.
- Абатуров Б. Д., Зубкова Л. В.* Влияние малых сусликов (*Citellus pygmaeus* Pall.) на водно-физические свойства солонцовых почв полупустыни Заволжья.— Почвоведение, 1969, № 10, с. 59—69.
- Абатуров Б. Д., Зубкова Л. В.* Роль малых сусликов (*Citellus pygmaeus* Pall.) в формировании западинного микрорельефа и почв в северном Прикаспии.— Почвоведение, 1972, № 5, с. 59—67.
- Абатуров Б. Д., Кузнецов Г. В.* Млекопитающие в биогеоценозе.— Природа, 1973, № 10, с. 59—69.
- Абатуров Б. Д., Кузнецов Г. В.* Изучение интенсивности потребления пищи грызунами.— Зоол. журн., 1976а, 55, вып. 1, с. 122—127.
- Абатуров Б. Д., Кузнецов Г. В.* Формирование вторичной биологической продукции малыми сусликами (*Citellus pygmaeus*).— Зоол. журн., 1976б, 55, вып. 10, с. 1526—1537.
- Абатуров Б. Д., Середнева Т. А.* Роль малого суслика в формировании биологической продукции в полупустыне.— Экология, 1973, № 6, с. 66—69.
- Абеленцев В. И.* Байбак на Украине.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 10. М.: Изд-во МГУ, 1971, с. 217—232.
- Аврамчик М. Н.* Отавность у некоторых кормовых растений на тундровых пастбищах.— Тр. Науч.-иссл. ин-та полярного земледелия, животноводства и промыслового хоз., сер. «Оленеводство», 1939, вып. 4. Л., с. 89—131.
- Александрова И. В.* Опыт длительного содержания кротов (*Talpa europaea*) в неволе.— Зоол. журн., 1968, 47, № 5, с. 785—786.
- Алексеев А. М., Гусев Н. А.* Влияние минерального питания на водный режим растений. М.: Изд-во АН СССР, 1957.
- Алексеев В. А.* Режим и утилизация лучистой энергии Солнца в лесах СССР. Докт. дис. Л., 1974.
- Алексеев В. А., Гортинский Г. Б., Карпов В. Г.* Программа-минимум по определению первичной биологической продуктивности наземных растительных сообществ.— Растительные ресурсы, 3, № 4, 1967, с. 612—620.
- Андреев В. Н.* Проблемы рационального использования и улучшения оленьих пастбищ.— Проблемы Севера, 1968, вып. 13. М., с. 76—87.

- Арчер С., Банч К. Луга и пастбища Америки. М.: Изд-во иностр. лит., 1955.
- Афанасьева Е. А. Черноземы Средне-Русской возвышенности. М.: Изд-во АН СССР, 1966.
- Базилевич Н. И., Родин Л. Е. Продуктивность и круговорот элементов в естественных и культурных фитоценозах.— В кн.: Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л.: Наука, 1971, с. 5—32.
- Банников А. Г., Жирнов Л. В. О вторичной биологической продуктивности полупустынь Западного Прикаспия.— Экология, 1970, № 2, с. 33—37.
- Банников А. Г., Жирнов Л. В., Лебедева Л. С., Фандеев А. А. Биология сайгака. М.: Изд-во сельхоз. лит., журналов и плакатов, 1961.
- Башенина Н. В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977.
- Богачева И. А. Листогрызущие насекомые из приобской лесотундры и их роль в биогеоценозе: Автореф. дис... канд. биол. наук. Ин-т экологии растений и животных УФАН СССР: Свердловск, 1974.
- Браун Д. Методы исследования и учета растительности. М.—Л.: Изд. иностр. лит., 1957.
- Будыко М. И. Глобальная экология. М.: Мысль, 1977.
- Будыко М. И., Ефимова Н. А. Использование солнечной энергии природным растительным покровом на территории СССР.— Бот. журн., 1968, 23, № 10, с. 1384—1389.
- Быстрицкая Т. Л., Ватковский О. С. Почвы и первичная биологическая продуктивность Велико-Анадольского леса.— В кн.: Почвенно-биогеоценологические исследования в Приазовье. М.: Наука, 1975, с. 158—177.
- Быстрицкая Т. Л., Осычнюк В. В. Почвы и первичная биологическая продуктивность степей Приазовья. М.: Наука, 1975.
- Вальтер Г. Растительность земного шара. М.: Прогресс, 1968, 1.
- Вальтер Г. Растительность земного шара. М.: Прогресс, 1975, 3.
- Вахтина Т. В. Динамика урожайности и использование листьев некоторых кустарников тундры в оленеводстве.— Проблемы Севера, 1964, вып. 8, с. 290—296.
- Верещагин Н. К., Громов И. М. Формирование териофауны в четвертичном периоде.— В кн.: Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977, с. 32—45.
- Вернадский В. И. Очерки геохимии. Избр. сочинения. М.: Изд-во АН СССР, 1954, 1.
- Викторов Г. А. Трофическая и синтетическая теория динамики численности насекомых.— Зоол. журн., 1971, 50, вып. 3, с. 361—372.
- Викторов Г. А. Динамика численности животных и управление ею.— В кн.: Современные проблемы экологии. М.: Изд-во МГУ, 1973, с. 88—120.
- Викторов Г. А. Экология паразитов-энтомофагов. М.: Наука, 1976.
- Винберг Г. Г. (ред.). Методы определения продукции водных животных. Минск: Высшая школа, 1968.
- Владышевский Д. В. Определение оптимальной плотности оленя и косули в лесах юго-западной части Союза.— В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, 1968, т. 1, с. 7—9.
- Владышевский Д. В., Ельский Г. М. Некоторые закономерности зимнего питания оленя и косули.— В кн.: Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск: Наука, 1974, с. 77—102.
- Вознесенский В. Л. Фотосинтез пустынных растений. Л.: Наука, 1977.
- Вуазен А. Продуктивность пастбищ. М., Изд. иностр. лит., 1959.
- Высоцкий Г. Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк.— Тр. Бюро по прикладной ботанике, 1915, 8, вып. 10—11. Петроград, с. 1113—1443.
- Гаевская Д. Л. Каракулеводческие пастбища Средней Азии. Ташкент: Фан, 1971.
- Гаевская Л. С., Краснополин Е. С. Изменение растительного покрова овцеводческих пастбищ глинистой пустыни и предгорной полупустыни Средней Азии под влиянием выпаса.— Бот. журн., 1956, 41, № 7, с. 962—975.
- Гаевская Л. С., Краснополин Е. С. Влияние выпаса из пастбища пред-

- горной полупустыни. М.: Изд-во М-ва совхозов СССР, 1957.
- Гаузе Г. Ф. Исследования над борьбой за существование в смешанных популяциях.— Зоол. журн., 1935, 14, вып. 2, с. 243—270.
- Гаузе Г. Ф. Проблема оптимального улова.— Зоол. журн., 1938, 17, вып. 3, с. 419—426.
- Герцык В. В. Влияние выпаса на растительность, влажность и структуру почв.— Тр. Центрально-черноземного гос. заповедника. Курск, 1955, вып. 3, с. 269—291.
- Гиляров М. С. Роль степных грызунов в происхождении полевой почвенной энтомофауны и сорнополевой растительности.— Докл. АН СССР, нов. сер., 1951, 76, вып. 4, с. 669—671.
- Голодушко Б. З. Влияние промысла на популяции бобров.— В кн.: Труды 2-го Всес. совещания по млекопитающим. М., 1975, с. 306—309.
- Гордеева Т. К., Ларин И. В. Естественная растительность полупустыни Прикаспия как кормовая база животноводства. М.—Л.: Наука, 1965.
- Гортинский Г. Б., Калинина А. В., Понятовская В. М. Проект унификации основных терминов по первичной биологической продуктивности.— В кн.: Очередные задачи биогеоценологии и итоги работ биогеоценологических стационаров. Л., 1971, т. 1, с. 57—71.
- Гортинский Г. Б., Калинина А. В., Понятовская В. М. К уточнению терминологии при изучении первичной биологической продуктивности.— В кн.: Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973, с. 58—71.
- Горшкова А. А. Пастбища Забайкалья. Иркутск, 1973.
- Гранитов И. И. Растительный покров Юго-Западных Кызылкумов. Ташкент: Наука, 1964, т. 1.
- Гранитов И. И. Растительный покров Юго-Западных Кызылкумов, Ташкент: Наука, 1967, т. 2.
- Григорьев Н. Д., Зарипов Р. З., Михайлов В. Б., Юшина Н. Г. Биологические основы промысла речного бобра в Марийской АССР.— В кн.: Современное состояние и пути развития охотоведческой науки в СССР. Тез. докл. Киров, 1974, с. 80/81.
- Гупало П. И. Возрастные изменения растений и их значение в растениеводстве. М.: Наука, 1969.
- Гурьянова Т. М. Фенология моновольтинных паразитов рыжего соснового пилильщика (*Neodiprion sertifer*) и влияние сроков лета на численность хозяина.— Зоол. журн., 1973, 52, вып. 10, с. 1498—1507.
- Давтян Г. С. Многократное увеличение производительной способности растений при гидропонике.— В кн.: Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. М.: Наука, 1972, с. 494—499.
- Давыдов В. А., Коробейникова В. П. Влияние полевых на продукцию травяного покрова лугов Ильменского заповедника.— В кн.: Растительные ресурсы Южного Урала и среднего Поволжья и вопросы их рационального использования. Уфа, 1974а, с. 108—109.
- Давыдов В. А., Коробейникова В. П. Экспериментальное изучение влияния грызунов на луговую растительность.— Экология, 1974б, № 2, с. 98—100.
- Данилов О. Н. К экологии хищных птиц Барабинской низменности.— В кн.: Животный мир Барабы. Новосибирск, 1965, с. 133—156.
- Дежкин В. В. Эколого-экономические основы ведения охотничьего хозяйства.— В кн.: Охотоведение. М.: Лесная промышленность, 1975, с. 7—105.
- Дежкин В. В. Пути и методы поддержания оптимальной продуктивности эксплуатируемых популяций охотничьих животных.— В кн. Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. М., 1976, 8, с. 68—115.
- Демин Б. И. Таблицы расчета кормовых площадей. М.: Колос, 1973.
- Демченко П. В. Биологические закономерности повышения продуктивности животных. М.: Колос, 1972.
- Дмитроченко А. П. Энергетическое питание сельскохозяйственных животных.— В кн.: Кормление сельскохозяйственных животных. Л.: Колос, 1968, с. 5—33.
- Добринский Л. Н., Кряжимский Ф. В., Малафеев Ю. М. Использование оптико-акустических газоанализаторов в биогеоценологических исследованиях.— В кн.: Использование оптико-акустических газоанализаторов в

- эколого-физиологических и биогеоценологических исследований. Свердловск, 1978, с. 46—68.
- Дольник В. Р.* Миграционное состояние птиц. М.: Наука, 1975.
- Дроздов А. В.* Продуктивность зональных наземных растительных сообществ и показатели водно-теплового режима территории.— В кн.: Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. М.—Л.: Наука, 1969, с. 33—39.
- Дэвис Д. Е., Кристиан Дж. Дж.* Регуляция популяций у млекопитающих.— В кн.: Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977, с. 46—54.
- Дьяков М. И.* Основы рационального кормления птицы. Избр. соч., М.: Изд-во сельхоз. лит., 1959, 1, с. 90—199.
- Евсеев В. И.* Пастбища юго-востока. Чкалов, 1954.
- Евсеев В. И., Слугина А. Ф.* Отавы и их использование в засушливых и сухих степях.— Кормодобывание, 1938, вып. 4. Оренбург: с. 43—104.
- Елкин К. Ф., Азаров В. И., Лобанов В. С., Сотников В. Л.* Ресурсы и возможности охотхозяйственного использования степных сурков в Целиноградской области.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 12. М.: Изд-во МГУ, 1975, с. 129—154.
- Ердаков Л. Н.* Потребление энергии и коэффициент утилизации пищи у обыкновенного хомяка и водяной крысы.— Экология, 1972, № 1, с. 66—69.
- Жучкова В. К., Утехин В. Д.* Влияние роющей деятельности слепыша (*Spalax microphthalmus* Güld.) на растительность в лесостепных биогеоценозах.— Бюл. МОИП, отд. биол., 1975, 80, вып. 2, с. 134—145.
- Зимина Р. П., Погодина Г. С., Урушадзе Т. Ф.* Ландшафтообразующая роль сурков в аридных высокогорьях Тянь-Шаня и Памира.— В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 9. М.: Изд-во МГУ, 1970, с. 177—191.
- Злотин Р. И.* Массовые размножения зеленой дубовой листовертки как стимуляторы биологического круговорота в лесостепных дубравах.— В кн.: Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М., 1967, с. 76—79.
- Злотин Р. И.* Оценка воздействия животных—фитофагов на первичную продукцию лугово-степного пастбища.— В кн.: Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука, 1975, с. 18—22.
- Злотин Р. И., Ходашова К. С.* Влияние животных на автотрофный цикл биологического круговорота.— В кн.: Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973, с. 105—117.
- Злотин Р. И., Ходашова К. С.* Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М.: Наука, 1974.
- Зражевский А. И.* Дождевые черви как фактор плодородия лесных почв. Киев: Изд-во АН УССР, 1957.
- Иванова Г. М., Вебер А. Э.* Северный олень и лось в биогеоценозе тайги европейского севера.— Зоол. журн., 1977, 56, вып. 9, с. 1389—1396.
- Ивлев В. С.* Время охоты и проходимость хищником путь в связи с плотностью популяции жертвы.— Зоол. журн., 1944, 23, вып. 4, с. 139—145.
- Ивлев В. С.* Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955, с. 1—252.
- Кадочников Н. П.* О взаимоотношениях хищных птиц и общественной полевки в степном Азербайджане.— Зоол. журн., 1953, 32, вып. 6, с. 1222—1233.
- Казарян В. О.* Старение высших растений. М.: Наука, 1969.
- Калабухов Н. И.* Спячка животных. Харьков, 1956.
- Калугин Ю. А.* Физиологическое значение копрофагии зайцеобразных и грызунов.— Зоол. журн., 1974, 53, вып. 12, с. 1840—1847.
- Каменецакая И. В., Гордеева Т. К., Ларин И. В.* Структура и динамика естественной растительности в районе Джаныбекского стационара.— Тр. Ин-та леса, М.: Изд-во АН СССР, 1955, 25, с. 174—211.
- Канаков Е. С.* Опыт выявления оптимальной плотности населения лосей в Калининской области.— В кн.: Охотничье хозяйство в интенсивном комплексном лесном хозяйстве. Тез. докладов на Всес. совещании, Каунас-Гирионис, 1975, с. 118—119.
- Кедрова С. И.* Кормление и содержание каракульских овец. М.: Колос, 1969.

- Клапп Э.* Сенокосы и пастбища. М.: Изд-во сельхоз. лит., 1961.
- Кожевникова Н. Д., Трулевич Н. В.* Сухие степи внутреннего Тянь-Шаня (Влияние выпаса на растительность и возрастной состав популяции основных растений). Фрунзе: Илим, 1971.
- Коммодов В. В., Данилов Г. Г.* Улучшение естественных пастбищ на овражно-балочных землях. М.: Колос, 1975.
- Корсаков Г. К., Ларин Б. А.* Пути повышения продуктивности охотничьих угодий.— В кн.: Труды IX Международного конгресса биологов-охотоведов. М., 1970, с. 732—737.
- Кочанов Н. Е., Панюкова Э. Е.* Сезонные особенности энергетического обмена у лосей.— В кн.: Общие вопросы экологической физиологии. Температура среды и энергетика животного организма в природе и эксперименте. Тез. докл. на Всесоюз. совещ. Л., 1977, с. 221—223.
- Кошевой М. А.* Селекция и условия разведения каракульских овец. Ташкент: Фан, 1975.
- Коштойац Х. С.* Основы сравнительной физиологии, т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950.
- Кудряшов В. С.* Влияние промысла на структуру, размножение и численность бобровой популяции.— В кн.: Рациональное использование запасов речного бобра в СССР. Тез. докл. 5-го Всесоюз. совещ. по бобру. Воронеж, 1973, с. 74—76.
- Кузнецов Г. В.* Роль лосей в переносе энергии в лесных биогеоценозах.— В кн.: Почвы и продуктивность растительных сообществ, вып. 3. М.: Изд-во МГУ, 1976а, с. 140—147.
- Кузнецов Г. В.* Энергетический обмен популяции малого суслика в условиях полупустыни Северного Прикаспия.— Зоол. журн., 1976б, 55, вып. 7, с. 1061—1072.
- Куперман И. А., Хитрово Е. В.* Дыхательный газообмен как элемент продукционного процесса растений. Новосибирск: Наука, 1977.
- Кучерук В. В.* Воздействие травоядных млекопитающих на продуктивность травостоя степи и их значение в образовании органической части степных почв.— В кн.: Биология, биогеография и систематика млекопитающих СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 157—193.
- Кыдырбаев Х. К.* Промысел сусликов в Казахстане.— В кн.: Сб. научно-технич. информации ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства, 1971, вып. 32, с. 33—37.
- Лавренко Е. М., Юнатов А. А.* Залежный режим в степях как результат воздействия полевки Брандта на степной травостой и почву.— Бот. журн., 1952, 37, № 2, с. 128—139.
- Ларин И. В.* Луговое хозяйство и пастбищное хозяйство. М.: Колос, 1969.
- Ларин И. В.* Естественные корма для животноводства и их использование.— В кн.: Ресурсы биосферы на территории СССР. М.: Наука, 1971, с. 121—133.
- Лейкок В. А., Харнисс Р. О.* Повреждения разнотравья на естественных пастбищах от вытаптывания при выпасе овец и крупного рогатого скота.— В кн.: XII Международный конгресс по луговодству. Докл. на секции «Использование пастбищ и сенокосов». М., 1974, ч. 1, с. 318—322.
- Леопольд А.* Рост и развитие растений. М.: Мир, 1968.
- Ломов И. А.* О законе поверхности Рубнера.— В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975, с. 181—188.
- Любименко В. Н.* К вопросу о функциональной энергии листа в фотосинтезе.— Изв. Петроградского науч. ин-та им. П. С. Лесгафта, 1921, 4; Избр. труды, т. 1. Киев, Изд-во АН УССР, 1963, с. 135—144.
- Любименко В. Н., Петелина А. М.* Еще к вопросу о функциональной энергии листа в фотосинтезе.— Изв. Главн. бот. сада РСФСР, 1922, 21, вып. 2; Избр. труды, Киев: Изд-во АН УССР, 1963, 1, с. 135—144.
- Любименко В. Н., Щеглова О. А.* О влиянии раздражимости протоплазмы на энергию фотосинтеза.— Тр. Бот. ин-та АН СССР, IV (экспериментальная ботаника), 1933, вып. 1. Л.: Изд-во АН СССР, с. 15—38. (Избр. труды, т. 1. Киев: Изд-во АН УССР, 1963, с. 277—293).
- Мак-Дональд П., Эдвардс Р., Гринхалдж Дж.* Питание животных. М.: Колос, 1970.
- Марков С. Ю., Толчин В. А.* Степная пеструшка и ее роль в биогеоцено-

- зах степей Минусинской котловины.— В кн.: Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука, 1975, с. 117—119.
- Минервин В. Н.* Пастбищно-водопойный режим овец в пустыне. Ашхабад: Изд-во АН ТуркмССР, 1955.
- Мокроносов А. Т., Иванова Н. А.* Особенности фотосинтетической функции при частичной дефолиации растений.— Физиология растений, 1971, 18, вып. 4, с. 668—676.
- Морозова О. И.* Изменение растительности пустынных пастбищ под влиянием выпаса.— Бюл. Всес. науч.-исслед. ин-та каракулеводства, Самарканд, 1940, № 2, с. 125—147.
- Морозова О. И.* Проблемы изучения пустынных пастбищ Средней Азии.— В кн. Пустыни СССР и их освоение. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 105—125.
- Морозова О. И.* Пустынные и полупустынные пастбища. М.: Колос, 1972.
- Мошков Б. С.* Пути изучения потенциальной продуктивности растений.— В кн.: Принципы управления продукционными процессами в агроэкосистемах. М.: Наука, 1976, с. 7—14.
- Насимович А. А.* Сравнительная эффективность использования пастбищ домашними и дикими копытными.— Экология, 1970, № 1, с. 8—17.
- Наумова Е. И.* Копрофагия у зайцеобразных и грызунов в свете микроскопического и гистохимического строения пищеварительного тракта.— Зоол. журн., 53, вып. 12, 1974, с. 1848—1855.
- Нечаева Н. Т.* О сроках водопоя овец и верблюдов в пустыне.— Тр. Туркмен. филиала АН СССР, вып. 5, 1944, с. 209—226.
- Нечаева Н. Т.* Влияние выпаса на пастбища Кара-Кумов, как основа пастбищеоборота.— В кн.: Пустыни СССР и их освоение. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1954, вып. 2, с. 303—369.
- Нечаева Н. Т.* Динамика пастбищной растительности Кара-Кумов под влиянием метеорологических условий. Ашхабад: Изд-во АН ТуркмССР, 1958.
- Нечаева Н. Т.* Влияние состава жизненных форм на урожайность пустынных пастбищ.— В кн.: Пастбища и сенокосы СССР. М.: Колос, 1974, с. 111—123.
- Нечаева Н. Т.* Особенности продуктивности растительного покрова пустынь Туркменистана в связи с составом жизненных форм растений.— Проблемы освоения пустынь, 1975, вып. 1, с. 11—20.
- Нечаева Н. Т.* Влияние антропогенных факторов на экосистемы пустынь Средней Азии.— Проблемы освоения пустынь, 1976, № 3/4, с. 22—28.
- Нечаева Н. Т., Антонова К. Г.* Биологическая продуктивность надземной растительной массы основных формаций.— В кн.: Растительность центральных Каракумов и ее продуктивность. Ашхабад: Илым, 1970, с. 101—127.
- Нечаева Н. Т., Мосолов И. А.* Пастбищное содержание овец в Туркменистане. Ашхабад: Изд-во АН ТуркмССР, 1953.
- Нечаева Н. Т., Мосолов И. А.* Основные положения и методика составления планов использования пастбищ с пастбищеоборотом в овцеводческих хозяйствах Туркменистана. Ашхабад: Изд-во АН СССР, 1954.
- Ничипорович А. А.* Основы фотосинтетической продуктивности растений.— В кн.: Современные проблемы фотосинтеза. М.: Изд-во МГУ, 1973, с. 17—43.
- Ничипорович А. А., Шульгин И. А.* Фотосинтез и использование энергии солнечной радиации.— В кн.: Ресурсы биосферы. Л.: Наука, 1976, вып. 2, с. 6—55.
- Нурбердиев М.* Общая урожайность пастбищ. Некоторые прогностические признаки оценки благоприятности агрометеорологических условий формирования урожаев.— В кн.: Растительность центральных Каракумов и ее продуктивность. Ашхабад: Ылым, 1970, с. 159—163.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975.
- Оловянникова И. Н.* Влияние лесных колков на солончаковые солонцы. М.: Наука, 1976.
- Павлов Б. К.* Некоторые механизмы увеличения продуктивности эксплуатируемых популяций белки горных темнохвойных лесов Юго-Восточной Сибири.— В кн.: Современное

- состояние и пути развития охотоведческой науки в СССР. Тез. докл. Киров, 1974, с. 104—105.
- Пантелеев П. А.* Популяционная экология водяной полевки и меры борьбы с ней. М.: Наука, 1968.
- Пачоский И. К.* Причерноморские степи. (Ботанико-географический очерк).— Зап. Императорского об-ва сельского хозяйства Южной России. Одесса, 1908, № 7—8, с. 61—89.
- Пачоский И. К.* Описание растительности Херсонской губернии, Херсон, 1917, т. 2.
- Петрусевиц К.* Основные понятия в исследованиях вторичной продукции.— Журн. общей биол., 1967, 28, № 1, с. 12—29.
- Петрусевиц К., Гродзинский В.* Значение растительноядных животных в экосистемах.— Экология, 1973, № 6, с. 5—17.
- Поляков И. Я.* Динамика численности животных и управление ею.— В кн.: Современные проблемы экологии. М.: Изд-во МГУ, 1973, с. 121—144.
- Попов М. В.* Кормовые условия и их значение в динамике численности.— В кн.: Исследование причин и закономерностей динамики численности зайца-беляка в Якутии. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 69—107.
- Попов М. В., Лабутин Ю. В.* Заяц-беляк.— В кн.: Млекопитающие Якутии. М.: Наука, 1971, с. 78—115.
- Потребность жвачных животных в питательных веществах и энергии. М.: Изд-во Колос, 1968.
- Приходько М. Д.* Влияние отчуждения надземной массы на рост и развитие кустарников в искусственных фитоценозах предгорий Туркменистана.— Проблемы освоения пустынь, 1972, № 2, с. 57—61.
- Приходько С. Я., Приходько М. Д.* Влияние выпаса овец на искусственные осенне-зимние пастбища предгорных пустынь и полупустынь.— В кн.: Биокомплексы пустынь и повышение их продуктивности. Ашхабад: Ылым, 1971, с. 64—70.
- Программа-минимум по определению первичной биологической продуктивности наземных растительных сообществ.— Растительные ресурсы, 1967, 3, № 4, с. 612—620.
- Прянишников Д. Н.* Свойства почвы в связи с питанием растений и применением удобрений. Избр. соч., т. 1. М.: Изд-во сельхоз. лит., 1963а, с. 154—244.
- Прянишников Д. Н.* Полные удобрения органического происхождения. Избр. соч., т. 1. М.: Изд-во сельхоз. лит., 1963б, с. 564—668.
- Работнов Т. А.* Некоторые закономерности влияния удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы.— В кн.: Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии. М.: Наука, 1970, с. 137—153.
- Работнов Т. А.* Луга как биогеоценозы.— В кн.: Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973, с. 189—197.
- Работнов Т. А.* Луговоеведение. М.: Изд-во, МГУ, 1974.
- Работнов Т. А., Говорухин В. С.* Lichenes — лишайники.— В кн.: Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. М.; Л., 1950, т. 1, с. 54—98.
- Раунер Ю. Л., Ананьева Л. М., Руднев Н. И.* Радиационный и тепловой баланс основных естественных ландшафтов лесостепи.— В кн.: Геофизика ландшафта. М.: Наука, 1967, с. 25—40.
- Ремезов Н. П., Быкова Л. Н., Смирнова К. М.* Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах Европейской части СССР. М.: Изд-во МГУ, 1959.
- Роде А. А.* Основы учения о почвенной влаге, т. 1. М., 1965, с. 663.
- Родин Л. Е.* Методы и некоторые итоги изучения первичной продуктивности районов биосферных заповедников. Материалы Советско-Американского симпозиума по биосферным заповедникам. М., 1976, с. 263—278.
- Романов А. Н.* Научные основы освоения и охраны запасов глухаря.— В кн.: Современное состояние и пути развития охотоведческой науки в СССР. Тез. докл. Всесоюзн. совещ. Киров, 1974, с. 108—109.
- Ротшильд Е. В.* Азотолюбивая растительность пустыни и животные. М.: Изд-во МГУ, 1968.
- Руковский Н. Н.* Селективность трофической деятельности *Capivora*.— В кн.: Первый международный конгресс по млекопитающим. М., 1974, т. 2, с. 174—175.

- Рэссель Э. Д.* Почвенные условия и рост растений. М., Сельхозгиз, 1936.
- Семенова-Тян-Шанская А. М.* Накопление и роль подстилки в травяных сообществах. Л.: Наука, 1977.
- Середнева Т. А.* Влияние обеспеченности кормом на возрастной состав и плотность населения степных сурков.— В кн.: II съезд Всес. териологического общества. Тез. докл. М.: Наука, 1978а, с. 189—191.
- Середнева Т. А.* Особенности питания и воздействия степных сурков на растительный покров.— II съезд Всес. териологического об-ва. Тез. докл. М.: Наука, 1978б, с. 191—192.
- Середнева Т. А., Незговоров А. Л.* Численность и продуктивность степного сурка (*Мarmota bobac*) на пастбищных и заповедных территориях Украины.— Зоол. журн., 1977а, 56, вып. 8, с. 1216—1225.
- Середнева Т. А., Незговоров А. Л.* Потребление и переработка корма степным сурком (*Мarmota bobac*).— Зоол. журн., 1977б, 56, № 12, с. 1839—1846.
- Слоним А. Д.* Основы общей экологической физиологии млекопитающих. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1961.
- Слудский А. А., Фадеев В. А.* Ресурсы и перспективы использования диких копытных Казахстана.— В кн.: Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975, с. 232/233.
- Смелов С. П.* Теоретические основы луговодства. М.: Колос, 1966.
- Смирнов М. Н.* Косуля в западном Забайкалье. Новосибирск: Наука, 1978.
- Справочник по сенокосам и пастбищам. М.: Колос, 1966.
- Станюкович К. В.* О роли диких копытных в образовании подвижных песков.— Сообщ. Тадж. фил. АН СССР, 1950, вып. 24, с. 19—21.
- Страка Ф.* Взаимодействието между люцерновия посев и популяцията на обикновената полевка (*Microtus agvalis* Pall.).— В кн.: Растит. защита в сельск. степ. Изд-во Акад. наук. Бълг., 1970, с. 159—172.
- Сукачев В. Н.* О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений.— Сообщ. Ин-та леса, вып. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1953, с. 5—44.
- Титлянова А. А.* Биологический круговорот углерода в травянистых биогеоценозах. Новосибирск: Наука, 1977.
- Токмакова С. Г.* Оптимальная плотность грызунов и поток энергии в травянистых сообществах лесотундры: Автореф. дис... канд: биол. наук. Таллин, 1975.
- Токмакова С. Г.* Реальные и расчетные величины потребления корма грызунами.— В кн.: Количественные методы в экологии и биоценологии животных суши. Л.: Наука, 1976, с. 68—69.
- Томме М. Ф.* Обмен веществ и энергии у сельскохозяйственных животных. М.: Сельхозгиз, 1949.
- Томме М. Ф., Ксанфопуло О. И., Сементовская Н. М.* Переваримость кормов. М.: Сельхозгиз, 1953.
- Томме М. Ф., Мартыненко Р. В., Неринг К.* и др. Переваримость кормов. М.: Колос, 1970.
- Тюреходжаев Т. М.* Влияние степного орла на структуру популяции и динамику численности малого суслика.— Тр. КазНИИ защиты растений, 1973, 12, с. 69—76.
- Уатт К.* Экология и управление природными ресурсами. М.: Мир, 1971.
- Утехин В. Д.* Первичная биологическая продуктивность лесостепного ландшафта (Теоретические проблемы и методы исследования): Автореф. дис... канд. географ. наук: Ин-т географии АН СССР, М., 1973.
- Утехин В. Д.* Первичная биологическая продуктивность лесостепных экосистем.— Материалы Советско-американского симпозиума по биосферным заповедникам. М., 1976, с. 305—313.
- Утехин В. Д.* Первичная биологическая продуктивность лесостепных экосистем. М.: Наука, 1977.
- Уткин А. И.* Биологическая продуктивность лесов.— В кн.: Итоги науки и техники. Лесоведение и лесоводство. М.: Изд-во ВИНТИ, 1975, 1, с. 9—189.
- Уткин В. В.* Многолетние изменения оленьих пастбищ на печорском севере под влиянием выпаса.— В кн.: Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока. Владивосток, 1974, с. 68—94.
- Федосеев А. П.* Климат и пастбищные травы Казахстана. Л.: Гидрометеоиздат, 1974.
- Федосеев А. П., Нечаева Н. Т.* Неко-

- торые закономерности формирования урожая пастбищной растительности юго-восточных Кара-Кумов в связи с метеорологическими условиями.— Тр. Ин-та ботаники АН ТуркмССР, 1962, 7. Ашхабад, с. 21—39.
- Филиппчук Н. С.* Сезонная динамика морфофизиологических показателей сусликов трех южноукраинских популяций.— Вест. зоологии, 1973, № 5. Киев, с. 24—29.
- Формозов А. Н.* Колебания численности промысловых животных. М.—Л.; 1935.
- Формозов А. Н., Воронов А. Г.* Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосных угодьях Западного Казахстана и ее хозяйственное значение.— Уч. зап. Мос. гос. ун-та, 1939, вып. 20. Зоология, с. 3—112.
- Ходашова К. С.* О географических особенностях структуры населения наземных позвоночных животных.— В кн.: Зональные особенности населения наземных животных. М.: Наука, 1966, с. 7—38.
- Чернов Ю. И., Ходашова К. С., Злотин Р. И.* Наземная зоомасса и некоторые закономерности ее зонального распределения.— Журн. общей биол., 1967, 28, № 2, с. 188—197.
- Чернявский Ф. Б.* Механизмы регуляции численности лемминговых популяций.— В кн.: Материалы по экологии мелких млекопитающих субарктики. Новосибирск: Наука, 1975, с. 13—33.
- Чирков Ю. И.* Обеспеченность фотосинтетической деятельности посевов некоторых сельскохозяйственных культур ресурсами климата и проблема прогноза урожая.— В кн.: Важнейшие проблемы фотосинтеза в растениеводстве. М.: Колос, 1970, с. 108—127.
- Шамсиев А., Шапцев Е. В.* Продуктивность посева сорго в зависимости от режима орошения в условиях Гиссарской долины (Таджикистан).— В кн.: Фотосинтез и использование солнечной энергии. Л.: Наука, 1971, с. 66—69.
- Шван-Гурийский И. П., Синьковская А. С., Вильямс И. К.* Рациональное использование и меры улучшения аридных пастбищ (Обзорная информация). ВНИИ информации и технико-экономических исследова-
- ний по сельскому хозяйству. М., 1974.
- Шванвич Б. Н.* Курс общей энтомологии. М.; Л.: Сов. наука, 1949.
- Шварц С. С.* Эволюционная экология животных. Свердловск, 1969.
- Шварц С. С.* Эволюция и биосфера.— В кн.: Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973, с. 213—228.
- Шварц С. С., Михеева К. В.* Теоретические основы рационального использования охотничье-промысловых животных.— В кн.: Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. М.: 1976, т. 8, с. 8—67.
- Шенников А. П.* Луговоеведение. Л., 1941.
- Шенников А. П., Бологовская Р. П.* Введение в геоботаническое обоснование организации пастбищ на севере. Вологда, 1927.
- Шилов И. А.* Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977.
- Шовен Р.* Физиология насекомых. М.: Изд-во иностр. лит., 1953.
- Юргенсон П. Б.* Плотность населения копытных животных и ее нормирование.— Сообщ. Ин-та леса, 1959, вып. 13. М.: Изд-во АН СССР, с. 44—50.
- Юргенсон П. Б.* Биологические основы охотничьего хозяйства в лесах. М.: Лесная промышленность, 1973.
- Язан Ю. П.* Влияние промысла на популяцию лосей.— Охота и охотничье хозяйство, 1967, № 10, с. 18/19.
- Язан Ю. П.* Лось.— В кн.: Охота на копытных. М.: Лесная промышленность, 1976, с. 3—63.
- Якушев М. Д.* К вопросу о роли почвенной фауны в смене растительного покрова на суходольном лугу.— Почвоведение, 1941, № 5, с. 81—92.
- Bell R. H.* A grazing ecosystem in the Serengeti.— Scientific American, 225, N 1, 1971, p. 86—93.
- Briedermann L.* Die Rolle des Schwarzwildes (*Sus scrofa* L.) bei der Steigerung der Jagdwirtschaftlichen Produktivität.— Тр. IX Междунар. конгресса биологов-охотоведов. М., 1970, с. 807—811.
- Brown L. H.* Observations on East African birds of prey.— E. Afric Wildlife J., 1963, 1, p. 5—17.
- Brown Yi. W., Schuster Yo. L.* Effect of grazing on a Hardland Site in

- the Southern High Plains. *Y. of Range Management*, 22, 6, 1969, p. 418—423.
- Buchner H. K., Golley F. B.* Preliminary estimation of energy flow in Uganda kob (*Adenota kob thomasi* Neumann).—*Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems*/Ed. K. Petrusiewicz, Warszawa-Krakow, 1967, 1, p. 243—254.
- Chev R. M., Chev A. E.* Energy relationships of the mammals of a desert shrub (*Larrea tridentata*).—*Ecol. Monogr.*, 40, N 1, 1970, p. 1—21.
- Drozd A., Gorecki A., Grodzinski W., Pelikan J.* Bioenergetics of water voles (*Arvicola terrestris* L.) from Southern Moravia.—*Ann. zool. fenn.*, 1971, 8, N 1, p. 97—103.
- Gebczynska Z.* Bioenergetics of a root vole population.—*Acta theriol.*, 1970, 15, N 1—12, p. 33—66.
- Golley F. B.* Methods of measuring secondary productivity in terrestrial vertebrate populations.—*Secondary productivity of terrestrial ecosystems*/Ed. K. Petrusiewicz. Warszawa-Krakow, 1967, p. 99—124.
- Grodzinski W.* Energy flow through populations of small mammals in the alaskan taiga forest.—*Acta theriolog.*, 1971, 16, N 8—18, p. 231—275.
- Grodzinski W., Bobek B., Drozd A., Gorecki A.* Energy flow through small rodent populations in a beech forest.—*Energy flow through small mammal population*/Ed. K. Petrusiewicz, L. Ryszowski. Warszawa, 1969/70, p. 291—298.
- Haberman C. G., Fleharty E. D.* Energy flow in *Spermophilus franklinii*.—*J. Mammal.*, 1971, 52, N 4, p. 710—716.
- Harris P.* A possible explanation of plant yield increases following insect damage.—*Agro-Ecosystems*, 1974, 1, N 3, Amsterdam, p. 219—225.
- Johnstone-Wallace D. B., Kennedy K.* Grazing management practices and their relationship to the behaviour and grazing habits of cattle.—*J. Agricultur. Sci.*, 1944, 34, p. 190—197.
- Kaluzinski Y., Bresinski W.* The effect of the European hare and roe deer populations on the yields of cultivated plants. «*Ecol. and management Europ. hare populations*». Warszawa, 1976, p. 247—253.
- Kanarek R. B., Ogilby J. D., Mayer J.* Effect of dietary caloric density of feeding behavior in mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*).—*Physiol. and Behav.*, 1977, 19, N 4, p. 497—501.
- Kleiber M.* Energy metabolism.—*Annual review of physiology*, 18, Stanford, 1956, p. 35—52.
- Krebs Ch. J.* The lemming cycle at Baker Lake, Northwest, territories, during 1959—1962.—*Arctic Inst. North. Amer. Techn. Pap.*, 1964, N 15, p. 104.
- Lamprey H. F.* Ecological separation of the large mammal species in the Tarangire Game Reserve, Tanganyika.—*East African Wildlife J.*, 1963, 1, p. 63—92.
- Laycock W. A., Harniss R. O.* Trampling damage on native forbgrass ranges grazed by sheep and cattle.—*XII Intern. Grassland Congr. Sectional papers: «Grassland utilization»*, pt I. Moscow, 1974, p. 349—354.
- Lusby G. C., Reid V. H., Knipe O. D.* Effects of grazing on the hydrology and biology of the Badger Wash basin in western Colorado, 1953—1966.—*Geological Survey Water-Supply Pap.*, 1971, N 1532-D, p. 1—99.
- Macfadyen A.* Methods of investigation of productivity of invertebrates in terrestrial ecosystems.—*Secondary productivity of Terrestrial Ecosystems*/Ed. K. Petrusiewicz, Warszawa-Krakow, 1967, p. 383—411.
- Mebis Th.* Zur Biologie und Populationsdynamik des Mäusebussards (*Buteo buteo*).—*J. Ornitol.*, 1964, 105, N 3, S. 247—306.
- Medwecka-Kornas A., Lomnicki A.* Omowienie wyników badan ekologicznych przeprowadzonych w Oicowskim Parku Narodowym.—*Studia ekosystemow lasu bukowego i laki w Oicowskim parku Narodowym*. Krakow, 1967, p. 199—213.
- Milne J. A., MacRae J. C., Spence Angela M., Wilson S.* Intake and digestion of hill-land vegetation by the red deer and the sheep.—*Nature*, 1976, 263, N 5580, p. 763—764.
- Myers K., Poole W. E.* A study of the biology of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.) in confined populations. IV. The effect of rabbit grazing on sown pastures.—*J. Ecology*, 1963, 51, N 2, p. 453—451

- Neff D. J. What constitutes proper level of browse use? — Proc. 3rd Annual Meet. W. Mex-Ariz. Ses. Wildlife Soc., Sanford, Ariz., 1964, S. 1., s. a., p. 37—40.
- Odum E. P., Connel C. E., Davenport L. B. Population energy flow of three primary consumer components of old-field ecosystems.— *Ecology*, 1962, 43, p. 88—96.
- Pearson O. P. Carnivore-mouse predation: an example of its intensity and bioenergetics.— *J. Mammal.*, 1964, 45, N 2, p. 177—278.
- Pelikan J., Svoboda J., Kvet J. Relationship between the population of muskrats (*Ondatra zibethica*) and the primary production of cattail (*Typha latifolia*).— *Hidrobiologi (RSR)*, 1971, 12, p. 177—180.
- Petrusewicz K., Macfadyen A. Productivity of terrestrial animals Principles and methods. Oxford—Edinburgh, 1970.
- Petrides G. A., Swank W. G. Estimating the productivity of elephant populations in Uganda.— *Trabalhos IX Congresso Internacional de Pastagem*, 7—20 janeiro, 1965, Sao Paulo, Brasil, r. 3, p. 1—14.
- Remmert H. Über die Bedeutung warmblütiger Pflanzenfresser für den Energiefluß in terrestrischen Ökosystemen.— *J. Ornitol.*, 1973, 114, N 2, S. 277—249.
- Rieder J. B. Die Messung von Bodenfeuchte und Bodendichte mit radioaktiven Strahlen in unterschiedlich belasteten Grundlandböden.— *Bayerisches landwirtschaftliches Jahrbuch*, 48, N 3, 1971, S. 259—305.
- Ryszkowski L., Petrusewicz K. Estimation of energy flow through small rodent populations.— *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*/Ed. K. Petrusewicz, Warszawa—Krakow, 1967, p. 125—146.
- Smalley A. E. Energy flow of salt marsh grasshopper population.— *Ecology*, 1960, 41, p. 672—677.
- Stebbins L. L. Energy requirements during reproduction of *Peromyscus maniculatus*.— *Can. J. Zool.*, 1977, 55, N 10, p. 1701—1704.
- Stueck L., Farrell M. P., Barrett G. W. Ecological energetics of the golden mouse based on three laboratory diets.— *Acta theriol.*, 1977, 22, N 20—29, p. 309—315.
- Telfer E. S. Forage yield and browse utilization on logged areas in New Brunswick.— *Can. J. Forest Res.*, 1972, 2, N 3, p. 346—350.
- Walkowa W. Operation of compensation mechanisms in exploited populations of white mice.— In: *Energy flow through small mammal populations*. Warszawa, 1969/1970, p. 247—253.
- Walkowa W. The effect of exploitation on the productivity of laboratory mouse populations.— *Acta Theriol.*, 1971, 16, N 19, p. 295—326.
- Wiegert R. G. Population energetics of meadow spittlebugs (*Philaenus spumarius* L.) as affected by migration and habitat.— *Ecol. Monogr.*, 1964, 34, p. 217—241.
- Wiegert R. G. Energy dynamics of the grasshopper populations in old field and alfalfa field ecosystems.— *Oikos*, 1965, N 16, Copenhagen, p. 161—176.
- Wiegert R. G., Evans F. C. Investigation of secondary productivity in grasslands.— *Secondary Productivity terrest. Ecosystems*. Warszawa-Krakow, 1967, p. 499—518.
- Young V. A., Payne G. F. Utilization of «key» browse species in relation to proper grazing practices in cut-over western white pine lands in Northern Idaho.— *J. Forestry*, 1948, 46, N 1. Washington, p. 35—40.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Первичная продуктивность в природных экосистемах	9
Пределы первичной продуктивности	9
Возможности увеличения первичной продуктивности	14
Деятельность животных-фитофагов как фактор первичной продуктивности	22
Влияние отчуждения растительной массы животными на первичную продуктивность	24
Предпосылки сохранения (увеличения) продуктивности растений при отчуждении фитомассы	27
Допустимый размер отчуждения растительной массы на пастбищах и его определение	34
Косвенное воздействие млекопитающих на первичную продуктивность	46
Участие животных в разложении растительной органики	58
Освоение растительных кормовых ресурсов и пределы численности животных в природных экосистемах	67
Ограничение величины использования запасов растительности	68
Регуляция численности фитофагов	77
«Комбинированная» пастьба животных	83
Потребность животных в воде как фактор, ограничивающий освоение кормовых растительных ресурсов	85
Оптимальная численность	86
Интенсивность питания и переработка животными потребленной первичной продукции во вторичную	90
Интенсивность потребления кормов	90
Переваримость и усвоение корма	92
Расходы энергии на жизнедеятельность	96
Накопление вторичной продукции	98
Освоение вторичной продукции в экосистемах	108
Заключение	113
Литература	117